

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

PHÉNOLOGIE DES CONIFÈRES: UNE RÉPONSE À L'ALLOCATION DU
CARBONE EN CAS DE DÉFOLIATION PAR LA TORDEUSE DES
BOURGEONS DE L'ÉPINETTE (*CHORISTONEURA FUMIFERANA* Clem.)

PAR

EMILIE CHEGUEM

B.Sc. (BIOLOGIE VÉGÉTALE) & B.Sc.A. (AGRONOMIE)

MÉMOIRE PRÉSENTÉ

À L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

© Emilie Cheguem, 2021

Résumé

La synchronisation entre l'émergence des insectes et celle du feuillage des plantes hôtes est actuellement une problématique majeure chez les conifères affectés par la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Des défoliations répétitives, réparties sur plusieurs années continues représentent un stress majeur affectant la physiologie de l'arbre entier, y compris la phénologie des bourgeons et l'allocation du carbone à la croissance primaire. L'objectif principal de cette étude était d'évaluer l'impact de la défoliation sur la phénologie des bourgeons et l'allocation du carbone lors de l'ouverture des bourgeons chez quatre espèces de conifères soit le sapin baumier [*Abies balsamea* (L.) Mill.], l'épinette noire [*Picea mariana* (Mill.) BSP], l'épinette blanche [*Picea glauca* (Moench)] et l'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) Karst.)). Dans un objectif secondaire, la robustesse de la spectroscopie dans le proche infrarouge (NIRS) a été testée pour la quantification rapide de la teneur en sucres et en amidon des aiguilles et des rameaux des conifères étudiés. En effet, l'analyse traditionnelle des sucres au laboratoire sur un grand nombre d'échantillons est très lente.

Sur des arbres matures défoliés, des branches d'environ 30 cm de long ont été récoltées afin d'effectuer un suivi en 2018 et 2019 de la phénologie des bourgeons, du nombre de bourgeons sur les branches, des stades larvaires, et de la concentration en glucides non-structuraux dans les rameaux et les aiguilles. C'est à l'aide de ces mêmes échantillons que deux modèles ont été calibrés au NIRS, avec des spectres mesurés en utilisant une gamme de longueurs d'onde comprises entre 400–2500 nm, suivi par une analyse chimique pour la calibration.

Nos résultats ont démontré que les sucres totaux ne peuvent pas être prédits à l'aide du NIRS en combinaison avec la méthode colorimétrique. Par contre, par la même méthode, le modèle d'amidon au NIRS a prédit de façon fiable la concentration des aiguilles ($R^2 = 0,94$; rapport de la prédiction à la déviation RPD = 4.33) et des rameaux ($R^2 = 0,82$; RPD = 2.36) chez toutes les espèces. Ces résultats permettent de réduire considérablement les temps d'analyses pour le dosage de l'amidon, car seulement une sous-population de 300 échantillons sur 2000 ont été analysés en laboratoire. Cependant, les sucres totaux doivent être quantifiés de façon plus spécifique en utilisant une technique basée sur HPLC (chromatographie en phase liquide à haute performance) pour atteindre des performances plus élevées avec le NIRS.

L'ouverture des bourgeons a débuté plus tôt chez l'épinette de Norvège, a été similaire entre l'épinette blanche et le sapin baumier et a été plus tardive chez l'épinette noire. Des différences ont aussi été observées dans la phénologie des bourgeons au cours des deux années d'étude, avec un débourrement plus tardif en 2019. L'ordre de débourrement est inversement proportionnel à la concentration en amidon dans les aiguilles et les rameaux excepté chez l'épinette de Norvège. L'épinette blanche est l'espèce qui a été la plus défoliée et cela a eu des répercussions négatives sur la concentration en amidon dans les rameaux et les aiguilles au printemps. Parmi tous les facteurs étudiés, l'organe est la variable qui a le plus d'effet sur la variation de la concentration en amidon, suivi par l'espèce et la défoliation. Le nombre de bourgeons par branches influence aussi la concentration en amidon mais dans une moindre mesure. Cette variable est aussi liée au débourrement, avec un débourrement

plus précoce chez les espèces ayant moins de bourgeons par branche. En conclusion, les liens entre l'allocation du carbone, la défoliation et la phénologie des bourgeons ont été démontrés.

Mots clés : Phénologie des bourgeons, défoliation, tordeuse des bourgeons de l'épinette, conifères, rameaux, aiguilles, NIRS (spectroscopie dans le proche infrarouge), sucres, amidon

Remerciements

Je remercie ma directrice Annie Deslauriers pour ses conseils et sa disponibilité tout au long de la réalisation de ce projet.

Je tiens également à remercier tous mes collègues du laboratoire d'écologie végétale pour leur aide spontanée durant la réalisation de ce projet.

Un merci particulier à ma maman pour son soutien moral et son encouragement continu tout au long de ma formation.

Ce travail a été rendu possible grâce au support de la SOPFIM.

Table des matières

Résumé.....	II
Remerciements.....	V
Table des matières	VI
Liste des figures	VIII
Liste des tableaux.....	X
CHAPITRE 1	1
INTRODUCTION	1
1.1. Contexte et problématique	2
La tordeuse des bourgeons de l'épinette et importance écologique des épidémies.....	2
Écologie des espèces	3
Phénologie d'ouverture des bourgeons	8
Ouverture des bourgeons et relation avec la TBE	10
Facteurs influençant l'ouverture des bourgeons	11
Utilisation du NIRS pour déterminer les concentrations de sucres et d'amidon.....	14
1.2. Objectifs et hypothèses	15
CHAPITRE 2.....	17
MATÉRIEL ET MÉTHODE.....	17
2.1. Dispositif expérimental	18
2.2. Récolte des échantillons	19
2.3. Suivi de la phénologie foliaire et larvaire	21
2.4. Évaluation de la défoliation	23
2.5. Analyse des sucres et de l'amidon dans les bourgeons, les rameaux et les aiguilles 24	
2.5.1. Préparation des échantillons	24
2.5.2. Détection des sucres et de l'amidon à l'aide du spectromètre au proche infrarouge	25
2.5.3. Mesure des concentrations de sucres totaux pour un sous-groupe d'échantillons	26
2.5.4. Mesure des concentrations d'amidon pour un sous-groupe d'échantillons.....	27
2.6. Analyses statistiques	28
2.6.1. Étude de la phénologie des bourgeons, des larves de la TBE et de la défoliation	28

2.6.2. Prédiction des valeurs de sucres totaux et d'amidon au NIRS	30
2.6.3. Étude de l'impact de la teneur en sucres totaux et amidon dans les aiguilles, rameaux et bourgeons	32
CHAPITRE 3	35
RÉSULTATS	35
3.1. Phénologie des bourgeons	36
3.2. Phénologie des larves	39
3.3. Défoliation entre espèces et par année	40
3.4. Synchronisme phénologique des interactions plante-insecte	43
3.5. Détermination de la teneur en sucres totaux des aiguilles et des rameaux à l'aide du NIRS	45
3.6. Détermination de la teneur en amidon dans les aiguilles et les rameaux à l'aide du NIRS	45
3.6.1. Détermination de la concentration en amidon dans les aiguilles	45
3.6.2. Concentration en amidon dans les rameaux	46
3.7. Impact de la quantité en amidon dans les aiguilles et les rameaux	48
CHAPITRE 4	55
DISCUSSION	55
4.1. Ouverture des bourgeons, émergence des larves et défoliation	56
4.1.1. Débourrement et différence entre les années et les espèces	56
4.1.2. Débourrement et défoliation	57
4.1.3. Émergence des larves et différences entre les espèces	59
4.1.4. Synchronisme du débourrement et de l'émergence des larves	60
4.2. Prédiction des sucres totaux et de l'amidon des aiguilles et des rameaux à l'aide du NIRS	63
4.3. Quantité de sucres totaux et d'amidon dans les aiguilles et les rameaux	65
CHAPITRE 6	70
CONCLUSION	70
BIBLIOGRAPHIE	73

Liste des figures

Figure 2.1. Sites de récoltes des branches de conifères (EPN : Épinette noire, EPB : Épinette blanche, SAB : Sapin baumier, EPO : Épinette de Norvège) pour l'étude de la phénologie et pour l'analyse des sucres	19
Figure 2.2. Sélection des arbres au hasard pour l'étude	20
Figure 2.3. Bourgeonnement de l'épinette blanche. C'est en six étapes que le bourgeonnement s'est étudié chez chacun des conifères (image adaptée de Dhont <i>et al.</i> (2010)).	22
Figure 2.4. Cycle de vie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Centre de Foresterie des Laurentides 2012)	23
Figure 2.5. Illustration des classes utilisés pour déterminer le niveau de défoliation, image modifiée et adaptée de Fettes, 1951.....	24
Figure 3.1. Stades de développement des bourgeons (ronds noirs) et des larves (cercle blancs) de la tordeuse des bourgeons de l'épinette en 2018 et 2019 chez l'épinette blanche, l'épinette noire, l'épinette de Norvège et le sapin baumier. Toutes les données sont exprimées en tant que moyenne calculée selon les Jours Juliens. Les lignes horizontales représentent les écarts-types.	37
Figure 3.2. Taux de défoliation de la pousse annuelle (en pourcentage, %) pour l'EPB, l'EPN, l'EPO et le SAB au cours des années 2018 et 2019.	42
Figure 3.3. Probabilité de synchronisme entre l'alimentation des larves (ligne pointillée) et l'ouverture des bourgeons (ligne noire) des espèces de conifères sensibles à la défoliation soit l'épinette blanche, l'épinette noire, l'épinette de Norvège et le sapin baumier en 2018 et 2019.	44
Figure 3.4. Modèle de validation ou relation entre les valeurs de référence de l'amidon et des sucres totaux obtenues au laboratoire et les valeurs de validation de l'amidon et des sucres totaux des aiguilles et des rameaux prédits en mg par gramme de matière sèche (mg/g MS).	47
Figure 3.5. Variation de l'amidon (mg/g MS) mesurés dans les aiguilles (à droite) et les rameaux (à gauche) durant l'année 2018 et 2019 chez 4 espèces de conifères. Les cercles représentent la moyenne tandis que les barres verticales représentent l'écart type.....	50
Figure 3.6. (a) Régression de forêt d'arbres décisionnels expliquant l'effet des facteurs phénologiques et facteurs externes (organe, espèce, jour julien, stade de débourrement, intensité de la défoliation et nombre de bourgeons) sur la concentration en amidon. (b) Évaluation de la qualité de la régression de forêt d'arbres décisionnels où RMSE (0.29) est l'erreur de l'écart quadratique moyen et R^2 (0.92) le coefficient de détermination de ce modèle de régression.	52

Figure 3.7. Coefficients de l'analyse discriminante linéaire expliquant la variabilité entre les différentes espèces à partir des variables discriminantes (stades de bourgeonnement, concentration en amidon, nombre de bourgeons intensité de défoliation et jour julien). LD1 et LD2 représentent les deux premières discriminantes linéaires de l'analyse discriminante linéaire (LDA) des ensembles de données normalisées combinées. 54

Liste des tableaux

Tableau 2.1. Localisation géographique des parcelles où les échantillons ont été récoltés en 2018 et en 2019 (EPN : Épinette noire, EPB : Épinette blanche, SAB : Sapin baumier, EPO : Épinette de Norvège)	18
Tableau 2.2. Date d'échantillonnage en jour julien durant les années 2018 et 2019	21
Tableau 3.1. Régressions ordinales testant l'effet du Jour Julien (JJ), des espèces et des années sur le stade du débourrement et de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (larves) en 2018 et 2019. Pour chaque effet, les résultats incluent le Wald Statistique κ^2 , les degrés de liberté (ν) et probabilité (P). Pour les bourgeons et les larves, les modèles de régressions ordinales étaient significatifs avec des probabilités de $P < 0.001$).	38
Tableau 3.2. Comparaisons multiples (ajustement de Scheffé) entre les espèces pour la phénologie des bourgeons et les stades larvaires de la TBE. Une probabilité ($P < 0,05$) indique des différences significatives entre les espèces, selon les modèles de régression ordinales.	39
Tableau 3.3. Effet des espèces et des années sur le pourcentage de défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette.	41
Tableau 3.4. Statistiques d'étalonnage pour l'estimation de la teneur en carbone non structural (mg/g MS) des aiguilles et des rameaux de sapin baumier, épinette noire, épinette blanche et épinette de Norvège obtenues par régression partielle des moindres carrées modifiée (PLS).	48
Tableau 3.5. Analyse de la variance des espèces et des années pour la concentration en amidon (mg/g MS) dans les aiguilles et les rameaux. Une probabilité ($P < 0,05$) indique des différences significatives entre les espèces. Pour chaque effet, les résultats incluent le rapport F, les degrés de liberté (Df) et probabilité (P)	49
Tableau 3.6. Coefficients de l'analyse discriminante linéaire obtenus à partir des fonctions linéaires LD1 et LD2 qui sont 2 fonctions linéaires réalisant la séparation maximale des cinq groupes (stades de bourgeonnement, concentration en amidon, nombre de bourgeons, intensité de défoliation et jour julien).	54

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1. Introduction

1.1. Contexte et problématique

La tordeuse des bourgeons de l'épinette et importance écologique des épidémies

De son nom scientifique *Choristoneura fumiferana* (Clemens), la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) est un insecte défoliateur indigène des forêts boréales et des forêts mixtes (Jardon *et al.* 2003). Les espèces hôtes de prédilection de cet insecte sont le sapin baumier (*Abies balsamea* L. Mill.), l'épinette noire (*Picea mariana* Mill, Briton), et l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss). Les cycles épidémiques des populations de TBE sont d'environ 30 à 40 ans (Boulanger et Arseneault 2004). La TBE est un insecte qui privilégie la consommation du jeune bourgeon. Cependant, les bourgeons ne sont pas disponibles pendant toute la période active de la TBE. Avant la sortie des bourgeons, afin d'assurer sa survie, la larve peut consommer les vieilles aiguilles présentes sur la tige en s'y nourrissant à l'intérieur (c.-à-d. minage) (Lawrence *et al.* 1997; Nealis 2012). En effet, une absence de gonflement des bourgeons peut conduire à une famine et même à une mortalité des larves émergente au printemps (stade 2), contraignant les larves à se nourrir de l'intérieur des aiguilles (McGugan 1954). Au début du printemps, la TBE émerge au 2^e stade larvaire alors que les stades larvaires 5 et/ou 6 sont ceux où la TBE a besoin d'une nourriture abondante pour sa croissance, fournie par les jeunes pousses en croissance, avant d'entreprendre sa transformation en chrysalide. Vers la fin de juin et le début de juillet, les larves se transforment en chrysalides et les papillons éclosent au bout d'une dizaine de jours (Martineau 1985).

Le rôle écologique de la TBE dans la forêt boréale est très important. Suite au passage des épidémies, la TBE crée des structures complexes de mortalité des forêts, d'âge et de composition (Chang et al. 2012). En effet, les arbres défoliés subissent une forte mortalité. Par conséquent, la TBE participe à la régénération de peuplements forestiers de conifères (Bergeron 1991; Bergeron et Dansereau 1993) en raison d'une banque de semis déjà formée au sol (Filion et Morin 1996; Fantin et Morin 2002). Selon Volney et Fleming (2007), les épidémies de TBE pourraient faire partie du fonctionnement naturel des écosystèmes forestiers concernés depuis au moins la fin de la dernière époque glaciaire.

Écologie des espèces

L'écologie consiste à étudier les conditions d'existence des êtres vivants et les interactions de toutes sortes qui existent entre ces êtres vivants, d'une part, entre ces êtres vivants et le milieu, d'autre part (Ramade 2002). Dans les paragraphes suivants, l'écologie de chacune des espèces faisant l'objet de ce mémoire sera brièvement décrite.

- Sapin baumier

Une évaluation régionale de la répartition du sapin baumier le long d'un transect compris entre 49 ° 30 'N et 53 ° 30' N semble indiquer que le sapin baumier se présente sous forme de populations isolées mais dispersées sur de vastes étendues de la forêt boréale du Québec. À sa limite septentrionale, le sapin baumier est principalement associé à des environnements à faible fréquence de feu, tels que les terres côtières situées le long de la baie James et les rives des principaux plans d'eau de l'arrière-pays (Sirois 1997). En plus d'une importante production de cônes vers sa limite nord, le sapin baumier a une croissance à faible infection saine et arborescente (Angers *et al.* 2012).

En revanche, le sapin baumier à croissance rapide se développe avec l'épinette noire et l'épinette blanche dans la ceinture subalpine, les pessières à sapin et les sapinières à bouleau blanc (De Lafontaine et Payette 2010) de nombreuses chaînes des Appalaches (Reiners et Lang 1979). Ceci suggère que l'espèce est physiologiquement capable de prospérer à sa limite nord, mais pourrait aussi prospérer beaucoup plus près de la limite des arbres arctiques qu'à présent (Messaoud *et al.* 2019). Leur relation avec le régime d'incendie local est un facteur contrôlant la distribution géographique de ces essences dans le nord du Québec (Bergeron et Gagnon 1987). Selon Bouchard (2003), les sapinières sont principalement régies par des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Le sapin baumier a comme stratégie de reproduction la création d'une banque de semis sous le couvert des arbres mères; lorsqu'un chablis ou une épidémie survient, les arbres matures sont tués et la création d'une ouverture dans la canopée permet aux semis de régénérer la forêt affectée (Filion et Morin 1996; Dubé 1999; Fantin et Morin 2002).

- *Épinette noire*

L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) est une essence dite transcontinentale, c'est-à-dire que son aire de répartition s'étend d'un océan à l'autre. Elle forme des massifs forestiers qui représentent près de 28 % de la superficie du Québec, soit l'une des espèces les plus communes de la forêt boréale de l'est du Canada (Gagnon et Morin 2001; Krause et Morin 2005; Gaudreault 2012). L'épinette noire est principalement retrouvée dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses (Gaudreault 2012). Étant donné son utilisation pour la production de papier et de bois d'œuvre, l'épinette noire est économiquement importante.

Selon Gagnon et Morin (2001), l'épinette noire s'est particulièrement bien adaptée à la forêt boréale, car après un feu, son comportement reproductif se caractérise par une installation rapide grâce aux cônes semi-sérotineux, sensiblement le même que celui du pin gris si bien qu'elle se comporte comme une espèce pionnière (Splawinski *et al.* 2019). Après un feu, la croissance diffère lorsqu'elle est mesurée sur des arbres survivants ou encore lorsque les mesures sont prises sur des arbres vivants issus d'un milieu ouvert (Levasseur 2000). En forêt boréale, particulièrement en milieu humide, les arbres tels que l'épinette noire forment des racines adventives leur permettant de se développer (Tarroux *et al.* 2014). En accumulant la matière organique et présentant par endroit une grande quantité de mousse, les sols en forêt boréale permettent aux arbres de s'adapter après des perturbations (Fenton *et al.* 2005).

Cependant, Fournier (1997) a démontré que les épidémies de TBE provoquent des diminutions de croissance autant chez les épinettes de grande taille que chez les petites, de même qu'un délai dans la reprise de croissance des tiges après coupe avec protection de la régénération et des sols. Un peu moins que chez le sapin baumier, la TBE est un agent de perturbation pour l'épinette noire (De Grandpré *et al.* 2018).

- *Épinette blanche*

Picea glauca (Moench) Voss est une espèce largement distribuée de la forêt boréale nord-américaine. C'est une essence à la fois économiquement et écologiquement importante. L'épinette blanche se trouve au Canada de la côte Atlantique vers l'océan Pacifique. En Amérique du Nord, cette espèce est répartie au Minnesota, Wisconsin et Maine, et elle s'étend jusqu'à la limite forestière en Alaska (Nienstaedt et Zasada 1990). L'épinette blanche

est généralement mélangée à d'autres espèces d'arbres boréaux sur des sites bien irrigués et c'est une espèce dominante au sein du couvert forestier. Cette espèce s'établit directement après une perturbation telle qu'un feu de forêt (Greene *et al.* 1999; Purdy *et al.* 2002) ou plusieurs décennies après une perturbation (Lieffers *et al.* 2011). Aussi, l'épinette blanche peut s'établir avec un développement retardé, à la suite de perturbations comme la tordeuse des bourgeons de l'épinette, qui causent la mortalité d'une grande partie du couvert forestier formée de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) (Belle-Isle et Kneeshaw 2007). L'épinette blanche ne semble pas particulièrement adaptée à la régénération naturelle immédiatement après une perturbation, ne possédant pas des cônes (semi) sérotineux comme l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) (Greene *et al.* 1999). Bien qu'il y ait des strates dans les peuplements d'épinette blanche des sites de haute altitude (Nienstaedt et Zasada 1990), la quasi-totalité de sa régénération provient des graines. La longue espérance de vie, les faibles taux de mortalité, la dispersion périodique des semences et la tolérance à l'ombre peuvent probablement aider à expliquer la persistance de l'épinette blanche dans les peuplements forestiers et comme une espèce importante en forêt boréale.

- *Épinette de Norvège*

L'épinette de Norvège *Picea abies* ((L.) Karst.) est la principale espèce des forêts boréales et des forêts de conifères subalpines de l'Europe centrale (incluant les zones montagnardes) de la Scandinavie et de l'Europe de l'Est jusqu'aux montagnes de l'Oural, où l'espèce fusionne avec l'épinette de Sibérie (*Picea obovata*), qui est parfois considéré comme une sous-espèce de *Picea abies* (Schmid 2014; Ramos-Dorantes *et al.* 2017). Parmi les espèces de conifères, l'épinette de Norvège est l'un des arbres les plus importants d'Europe

à la fois pour les aspects économiques et écologiques, avec une longue tradition de culture. L'épinette de Norvège est l'épinette qui a été la plus plantée hors de son aire de répartition en Europe et elle a aussi été largement cultivée en Amérique du Nord. Au Québec, les premières plantations commerciales datent du début du XXe siècle (Mottet *et al.* 2010).

Tolérante à l'ombre, l'épinette de Norvège peut survivre pendant des décennies sous la canopée, en croissance rapide après 5-10 ans. Cette espèce ne croît pas bien près des côtes lorsqu'elle est exposée aux vents salés, et elle est aussi susceptible à la sécheresse estivale ou, au contraire, à l'excès d'eau dans le sol (Horgan *et al.* 2003). Bien qu'elle peut se reproduire sur la plupart des substrats, l'épinette de Norvège est plus répandue sur des sols acides, préférant des sols profonds nutritifs à haute teneur en humidité (Koski *et al.* 1997). L'épinette de Norvège présente une aptitude remarquable à acidifier le sol et est une espèce non adaptée au feu (Laurent *et al.* 2002).

Dans les forêts boréales, elle se développe avec le bouleau (*Betula spp.*), le peuplier faux-tremble (*Populus tremula* L.) et avec le saule (*Salix spp.*). Au dernier étage de végétation, dans les Alpes, quand il ne s'agit pas de peuplements purs, elle se développe avec le mélèze européen (*Larix decidua* Mill.) et le pin des Alpes (*Pinus cembra* L.). En haute altitude (environ 1800-2100 m), l'épinette de Norvège se développe, avec des hêtres (*Fagus sylvatica* L.) et le sapin blanc (*Abies alba* Mill.) sous conditions fraîches à des altitudes intermédiaires (800-1800 m), et avec le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) (Scamoni 1990).

Les stades et les processus de reproduction sont régis par les conditions climatiques, notamment par la température, qui deviennent plus importantes dans les régions de latitude supérieure. Les graines sont dispersées principalement par le vent, mais aussi par les oiseaux

et autres animaux. Les relations symbiotiques entre les racines et les champignons mycorhiziens (des centaines d'espèces décrites) sont importantes pour les écosystèmes forestiers d'épinette de Norvège, en particulier dans les zones de croissance ayant des conditions non optimales telles que dans les habitats secs et marginaux (Mitchell et Wilkinson 1988).

Phénologie d'ouverture des bourgeons

L'arrivée des phénomènes caractéristiques en phénologie se réfère aux étapes de croissance chez les plantes (arbres). Il s'agit d'événements périodiques, très souvent annuels, et récurrents variant en fonction des saisons et du climat (Howe *et al.* 2003; Montesinos-Navarro *et al.* 2011). Le débourrement est un exemple d'événement phénologique de reprise de croissance qui constitue un trait écologique intrigant et largement étudié composé d'événements séquentiels au cours desquels les pousses et les feuilles embryonnaires prolifèrent rapidement et émergent des écailles des bourgeons. Le moment choisi pour l'apparition des bourgeons est l'un des traits qui peuvent changer parmi les populations situées le long d'un gradient latitudinal (Rossi et Bousquet 2014).

L'éclatement des bourgeons est l'un des événements les plus précis de l'année. Cela marque l'achèvement d'un processus irréversible de développement des bourgeons qui exprime également le début de la saison de croissance (Hannerz 1999). C'est un processus qui dure environ 21 jours chez l'épinette noire et entre 10 à 15 jours chez l'épinette blanche et l'épinette de Norvège. Le développement du bourgeon se fait en plusieurs étapes qui se caractérisent en plusieurs phases de développement suivant une classification qualitative des stades ou des phases. Par exemple, la classification de Numainville et Despons (2004)

introduit des stades qualitatifs variant entre le stade 0 (bourgeon complètement fermé) et 6 (pousse libérée). Les différents stades d'éclosion ne sont pas synchrones et une certaine variabilité est observée entre les bourgeons d'une même branche, d'un même individu ou entre les individus (Rossi et Bousquet 2014).

L'ouverture des bourgeons peut être influencée par plusieurs facteurs internes (comme l'allocation des glucides non-structuraux ou les hormones) ou externes (comme les facteurs environnementaux, *voir les prochaines sections sur les glucides et les facteurs environnementaux*). La première phase est celle qui est la plus affectée par les provenances (Rossi et Bousquet 2014). Les premières phases [de 0 (bourgeon complètement fermé) à 4 (les feuilles sont visibles)] se déroulent en peu de temps, tandis que les dernières phases [de 5 (écailles internes cassées) à 6 (pousse allongée avec aiguilles presque ou complètement ouvertes)] nécessitent plus de temps pour l'achèvement. En effet, les dernières phases nécessitent un temps plus long puisqu'elles considèrent l'émergence macroscopique des aiguilles à partir des écailles des bourgeons (c'est-à-dire l'allongement des feuilles) tandis que les premières phases concernent les changements physiques et morphologiques du bourgeon (Numainville et Despons 2004; Lemieux 2010; De Barba *et al.* 2016).

La phénologie des espèces de conifères pourrait être modifiée par les facteurs ambiants qui varient d'un milieu écologique à un autre. Ces facteurs influencent le cycle de croissance des arbres en changeant leur milieu de vie à court, moyen ou long terme. Ainsi dit, la phénologie du bourgeon intègre les effets du génotype et des conditions environnementales (Beaulieu *et al.* 2004; Rossi *et al.* 2009).

Ouverture des bourgeons et relation avec la TBE

Le feuillage des jeunes arbres est très nutritif pour les larves de TBE. L'établissement des larves sur l'hôte a lieu à la suite de l'émergence de ces dernières peu après l'hibernation. À ce moment, les larves sont à leur deuxième stade larvaire. En attendant le gonflement des bourgeons, l'insecte se nourrit premièrement sur les cônes mâles et à défaut, en minant les vieilles aiguilles (Heron 1965; Clancy *et al.* 2004). Pour cette raison, la susceptibilité de l'espèce hôte potentielle à la défoliation est déterminée à un degré considérable par sa phénologie (Heron 1965; Clancy *et al.* 2004; Chuine 2010).

Des prédictions sur les dynamiques d'épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette prévoient un déplacement plus au Nord en raison des changements climatiques et un passage à des hôtes secondaires à l'instar de la pruche (*Tsuga canadensis* L. Carr.) (Bentz *et al.* 2010; Candau et Fleming 2011; Marchand 2013). La tordeuse des bourgeons de l'épinette est mieux synchronisée avec la phénologie du sapin baumier et celle de l'épinette blanche dans l'Est et le centre du Canada (Heron 1965). Toutefois, il est important de reconnaître que le sapin baumier est son hôte de prédilection. En effet, le débourrement des bourgeons végétatifs du sapin baumier est plus rapproché dans le temps de la sortie de diapause des larves. Selon Blais (1957), le débourrement du sapin baumier précède de 1 à 4 jours celui de l'épinette blanche. Bien que la phénologie de la TBE corresponde mieux à celle du sapin baumier, l'épinette noire en est aussi attaquée, car les larves de la TBE mettent environ 4 semaines à émerger au printemps (Volney et Fleming 2007; Volney et Cerezke 2011). Selon Eidt et Cameron (1971), la mortalité et la dispersion des larves augmentent avec le degré d'asynchronisme entre le développement de l'insecte et celui des bourgeons. Dû aux

changements climatiques (Pureswaran *et al.* 2018), l'augmentation des températures fait en sorte que le débourrement des bourgeons soit plus avancé par rapport à l'émergence des larves. Notamment, chez l'épinette noire, cela rend la nourriture plus disponible pour l'insecte (Neau 2014).

Facteurs influençant l'ouverture des bourgeons

1- Facteurs environnementaux (température et photopériode)

En général, trois facteurs majeurs déterminent le début du débourrement : la photopériode, les températures hivernales et les températures printanières (Laube *et al.* 2014). L'effet de la photopériode est bien documenté : avec l'augmentation de la période quotidienne d'illumination, le débourrement est plus hâtif (Basler et Körner 2012). L'accumulation de températures froides en hiver (appelée refroidissement) permet le déclenchement de la dormance des bourgeons, tandis que l'accumulation de températures chaudes (forçage), au printemps, permet l'initiation du développement des bourgeons. L'interaction inverse entre ces deux accumulations joue un rôle clé, à savoir forcer la somme des températures à diminuer avec l'augmentation de la durée croissante du refroidissement (Fu *et al.* 2013).

La température détermine directement les taux de développement, mais étant donné la forte variabilité interannuelle des conditions météorologiques, elle est un mauvais signal environnemental pour la progression de la saison et donc, la période à faible risque de gel. En revanche, la photopériode est un signal fiable et indépendant de la météo de la progression de la saison. À l'aide d'expériences en chambre de croissance, Basler et Körner (2012) ont

évalué la sensibilité à la photopériode du débourrement dans des conditions printanières artificielles (Basler *et al.* 2014; Laube *et al.* 2014). Cette étude a démontré que la photopériode agirait sur le débourrement des bourgeons en fonction de l'altitude et de la région d'origine. Cela pourrait retarder l'ouverture des bourgeons dans un climat plus chaud, diminuant ainsi les risques liés aux gels printaniers. La période hivernale précédant l'ouverture des bourgeons est cruciale, car elle expose les arbres à de faibles valeurs de photopériode et aux températures froides. Cela entraîne le bourgeon dans une dormance profonde dans le but de résister au froid (Arora *et al.* 2003). En particulier, les basses températures accélèrent le processus de la dormance chez les jeunes plants d'épinette de Norvège (Olsen *et al.* 2014).

La variation de la température de l'air et du sol peut aussi influencer le débourrement des conifères. Par exemple, les phytohormones des racines telles les cytokinines sont limitées à des températures sous-optimales. Le réchauffement peut augmenter leur production ou leur concentration dans la sève favorisant ainsi le début du débourrement (Lyr 1996).

2- Facteur interne comme les glucides non-structuraux

Au cours des dernières années, le rôle des sucres et de l'allocation du carbone dans le contrôle du débourrement et de la croissance des plantes a reçu une attention accrue [revu par Barbier *et al.* (2015), Smeekens *et al.* (2010) et Wind *et al.* (2010)]. Par exemple, la perte de la dominance apicale entraîne une croissance rapide de bourgeons auxiliaires, à cause d'une diminution de la compétition entre les bourgeons et d'une augmentation de l'allocation du saccharose aux bourgeons (Mason *et al.* 2014; Barbier *et al.* 2015).

Des études impliquant différentes espèces - des herbacées, aux arbustes et aux arbres - ont suggéré que les sucres peuvent jouer un rôle clé dans la croissance des bourgeons. En effet, Barbier *et al.* (2015) ont montré que le saccharose est lié à la dynamique de sortie de dormance. Cette étude a démontré une augmentation globale des ressources en carbone, tel que le saccharose, durant l'ouverture des bourgeons. Ils ont découvert que l'ouverture des bourgeons de roses (*Rosa hybrida*) contenant des concentrations plus élevées en saccharose était plus précoce de 3 jours comparativement aux bourgeons ayant des concentrations plus faibles en saccharose. Aussi, Maurel *et al.* (2004) ont effectué des études phénologiques sur la pêche (*Prunus persica* L. Batsch.) qui suggèrent que la distribution de saccharose (formé d'une unité de glucose et de fructose) et de plusieurs autres sucres est impliquée dans les processus de débourrement. Les concentrations de glucoses et de fructoses s'accroissent avec l'augmentation de la capacité de débourrement dû au besoins métaboliques des bourgeons en croissance.

Chez les conifères, la principale source en glucides non-structuraux (amidon et sucre) est le feuillage persistant. Cependant, lorsque les arbres sont défoliés de façon répétitive par des insectes, la perte en aiguille cause des changements dans l'allocation des glucides (Vanderklein et Reich 1999; Li *et al.* 2002; Deslauriers *et al.* 2015; Puri *et al.* 2015). Au printemps, la majorité des réserves en glucides dans la canopée est consommée entre le moment du débourrement et l'autonomie en carbone du nouveau feuillage (Lacointe *et al.* 2004; Wiley *et al.* 2013). Lorsqu'une défoliation survient plusieurs années de suite, les réserves en glucides ne se forment plus au printemps (Deslauriers *et al.* 2015) et l'allocation des sucres solubles peut influencer le débourrement et la croissance subséquente (Deslauriers

et al. 2018). L'étude de l'effet de la défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la phénologie des bourgeons et l'allocation du carbone (du débourrement à l'aoûtement) devrait combler un important déficit de connaissances sur la « fenêtre phénologique » des conifères et, par le fait même, sur leur vulnérabilité à la défoliation.

Utilisation du NIRS pour déterminer les concentrations de sucres et d'amidon

À ce jour, il existe plusieurs méthodes directes ou rapides pour quantifier la concentration des sucres et d'amidon dans les organes des plantes, y compris les conifères. La spectroscopie dans le proche infrarouge (NIRS) est une méthode rapide, peu coûteuse et une technique précise d'analyse et est de plus en plus utilisée en biologie végétale (Foley *et al.* 1998). Bien que les glucides non structuraux puissent être normalement quantifiés à l'aide de méthodes chimiques humides conventionnelles (Quentin *et al.* 2015). Ces méthodes conventionnelles sont coûteuses, longues et laborieuses, et limitent la capacité à élargir les recherches sur la croissance et la productivité des plantes (Batten *et al.* 1993). Enfin, la quantification d'un grand nombre d'échantillons pour les sucres et amidon reste encore irréalisable avec les méthodes chimiques conventionnelles; par conséquent, il y a un besoin urgent pour le développement et l'utilisation de méthodes de détection rapide (Batten 1998a). Ramirez *et al.* (2015) a démontré la capacité de générer des modèles d'étalonnage généraux pour estimer le contenu des sucres et amidon à travers les espèces de plantes ligneuses et les organes à l'aide du NIRS. Cependant, les modèles d'étalonnage des organes des conifères de la forêt boréale demandent davantage à être explorés.

L'étude de la phénologie des organes de croissance primaire issus d'arbres défoliés se développant en milieu naturel connaît un déficit de connaissances. Le sapin baumier,

l'épinette noire, l'épinette blanche et l'épinette de Norvège sont des espèces très répandues en forêt boréale. L'étude de ces espèces est nécessaire pour déterminer la phénologie des organes de croissance primaire soumis à la défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette. L'objectif principal est de caractériser la phénologie des organes de croissance primaire au travers de l'allocation du carbone qui est un mécanisme physiologique qui contrôle la croissance primaire et la phénologie.

1.2. Objectifs et hypothèses

Les objectifs de ce mémoire de maîtrise sont :

- De déterminer les différences phénologiques observées dans le processus d'ouverture des bourgeons chez 4 espèces différentes d'arbres mûres soit le sapin baumier, l'épinette noire, l'épinette blanche et l'épinette de Norvège. Cet acquis permettrait, en le combinant avec la phénologie des larves de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, de déterminer la susceptibilité des espèces et la synchronisation avec les larves dans un but d'optimisation de la lutte contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette;
- De tester une méthode rapide de dosage des glucides non-structuraux (sucres et l'amidon) à l'aide de la Spectroscopie proche infrarouge (NIRS);
- De vérifier l'influence de la quantité de sucres et d'amidon sur la phénologie d'ouverture des bourgeons selon chaque espèce. Dans le bourgeon en développement, ce sont des facteurs qui varient en fonction des besoins en croissance.

Les hypothèses de cette étude sont :

- Selon leur physiologie, certaines espèces seront plus susceptibles et synchrones avec les larves de TBE et donc seront plus défoliés que d'autres.
- L'allocation du carbone sera influencée par la défoliation. Au printemps, la dégradation de l'amidon permettra une allocation des sucres des vieilles feuilles vers les bourgeons en croissance. Le stock d'amidon après l'hiver serait utilisé en priorité pour la croissance primaire (bourgeons, nouvelles feuilles); il n'y aurait donc pas d'accumulation d'amidon dans le vieux feuillage lors d'une augmentation de la défoliation.

CHAPITRE 2

MATÉRIEL ET MÉTHODE

2. Matériel et méthode

2.1. Dispositif expérimental

L'expérience a été réalisée sur des parcelles de la SOPFIM (Société de Protection des Forêts contre les Insectes et Maladies). Ce sont des parcelles situées dans le Bas-Saint-Laurent (Québec, Canada) précisément dans un village près d'Amqui (Tableau 2.1, Figure 2.1). L'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette a débuté durant l'année 2018 avec l'augmentation des populations d'insectes.

Tableau 2.1. Localisation géographique des parcelles où les échantillons ont été récoltés en 2018 et en 2019 (EPN : Épinette noire, EPB : Épinette blanche, SAB : Sapin baumier, EPO : Épinette de Norvège)

Année	Parcelle	Longitude	Latitude
2018	EPN	67°13'38.719"W	48°43'43.205"N
2018	EPB-SAB	67°14'51.702"W	48°43'0.998"N
2018	EPO	67°15'25.33"W	48°41'56.594"N
2019	EPO	67°15'42.793"W	48°41'27.161"N



Figure 2.1. Sites de récoltes des branches de conifères (EPN : Épinette noire, EPB : Épinette blanche, SAB : Sapin baumier, EPO : Épinette de Norvège) pour l'étude de la phénologie et pour l'analyse des glucides non structuraux, Google earth (2019).

2.2. Récolte des échantillons

L'étude a été réalisée sur 4 espèces de conifères se développant en milieu naturel, dont le sapin baumier, l'épinette noire, l'épinette blanche et l'épinette de Norvège. En 2018, des individus matures et ayant un taux de défoliation bas ont été sélectionnés pour l'étude. Dix individus par espèce ont été sélectionnés au hasard et distants d'au moins 25 m, afin d'effectuer un suivi de la phénologie des bourgeons et des larves de tordeuses au printemps et en été. Un suivi similaire a aussi été réalisé au printemps et à l'été 2019 sur des arbres différents (Figure 2.2, Tableau 2.2).

De plus, sur la moitié de ces individus (cinq individus matures sur 10, par espèce), un suivi des sucres solubles et de l'amidon a aussi été réalisé (Tableau 2.2). Ainsi dites, des branches ont été récoltées à plusieurs dates, s'échelonnant du printemps (avant le débourrement) à l'automne et l'hiver. Une branche par arbre et par espèce a été coupée à chaque date d'échantillonnage. Ces branches ont été sélectionnées de façon aléatoire sur l'arbre et la coupe a été réalisée à l'aide d'une perche munie d'un sécateur. Les branches ont été coupées le plus haut possible (tiers supérieur de l'arbre), afin d'échantillonner près de la cime de l'arbre. Une fois récoltées, les branches ont été placées au congélateur afin de les préserver pour un traitement ultérieur.

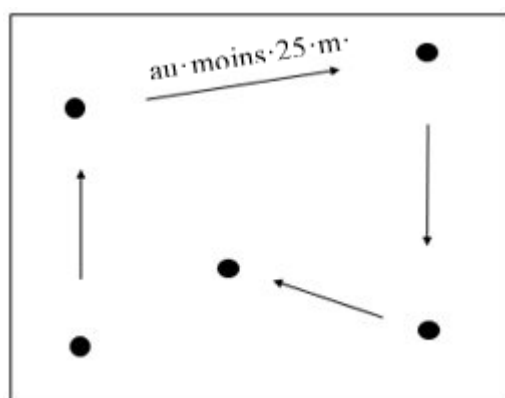


Figure 2.2. Sélection des arbres au hasard pour l'étude

Tableau 2.2. Date d'échantillonnage en jour julien durant les années 2018 et 2019

Année 2018		Année 2019	
Phénologie foliaire et larvaire	Récolte de branches	Phénologie foliaire et larvaire	Récolte de branches
143	145	136	24
145	146	140	25
149	149	143	136
152	152	147	140
156	156	150	143
159	159	154	147
163	163	157	150
166	166	161	154
170	170	164	157
173	173	168	161
177	177	171	164
180	180	175	168
184	184	178	171
	187	182	175
	219	185	178
	250	192	182
		199	192
		203	227
			227

2.3. Suivi de la phénologie foliaire et larvaire

Pour étudier la phénologie des bourgeons, les stades phénologiques de 30 bourgeons par branches ont été observés à l'aide d'une échelle qualitative variant de 0 à 5 selon la classification effectuée par la SOPFIM (Figure 2.3). Ainsi au stade 0 (bourgeon dormant), le bourgeon est brun cireux et étroitement entouré d'écaille; au stade 1, le bourgeon est non cireux, les écailles commencent à s'ouvrir, et un petit "œil" d'ouverture peut être vu au sommet du bourgeon; au stade 2, les écailles sont séparées à 50% et moins et les feuilles sont très serrées, mais ne sortent pas, et le sommet est lisse et pointu ; au stade 3, les écailles des bourgeons sont séparées à 50% et plus et les feuilles sont encore serrées ; au stade 4, les

écailles sont complètement enlevées de sorte que les feuilles sont hérissées ; au stade 5, les feuilles sont ouvertes et le bourgeon est allongé et souple.



Figure 2.3. Bourgeonnement de l'épinette blanche. C'est en six étapes que l'ouverture des bourgeons a été étudiée chez chacun des conifères. Image gracieuseté d'Alain Dupont, SOPFIM.

De même, sur chacune des branches récoltées, les larves vivantes et mortes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette ont été comptées en fonction des stades larvaires (entre 2 et 6, suivi des chrysalides), afin d'observer leur évolution au cours de l'année (Figure 2.4). La détermination de chaque classe de larve a été effectuée en fonction de la grosseur de la capsule céphalique, de la morphologie et de la couleur des larves.

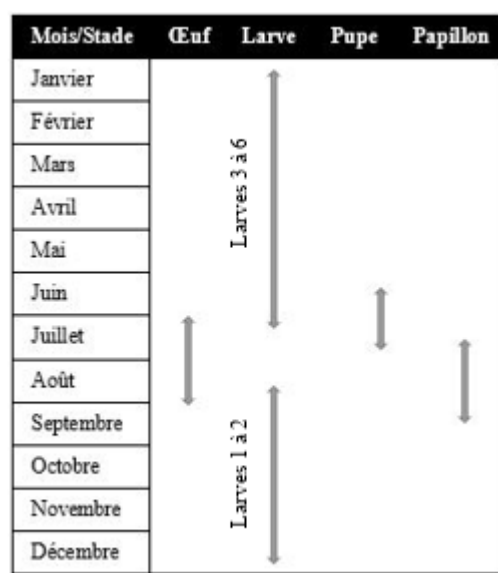


Figure 2.4. Cycle de vie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette

2.4. Évaluation de la défoliation

Pour évaluer la défoliation, 30 pousses annuelles (pousses de l'année en cours) ont été sélectionnées chaque Jour Julien. Grâce à un tableau de pourcentage de défoliation préétabli, la défoliation a été évaluée de manière visuelle selon les quantités de feuilles manquantes à l'aide d'une échelle de pourcentage variant entre 0 et 100% (Figure 2.5). La classe de défoliation pour chaque arbre a été déterminée à la fin de la saison de croissance. Cela dit, c'est le pourcentage de défoliation le plus élevé à la fin de la saison qui a été considéré.

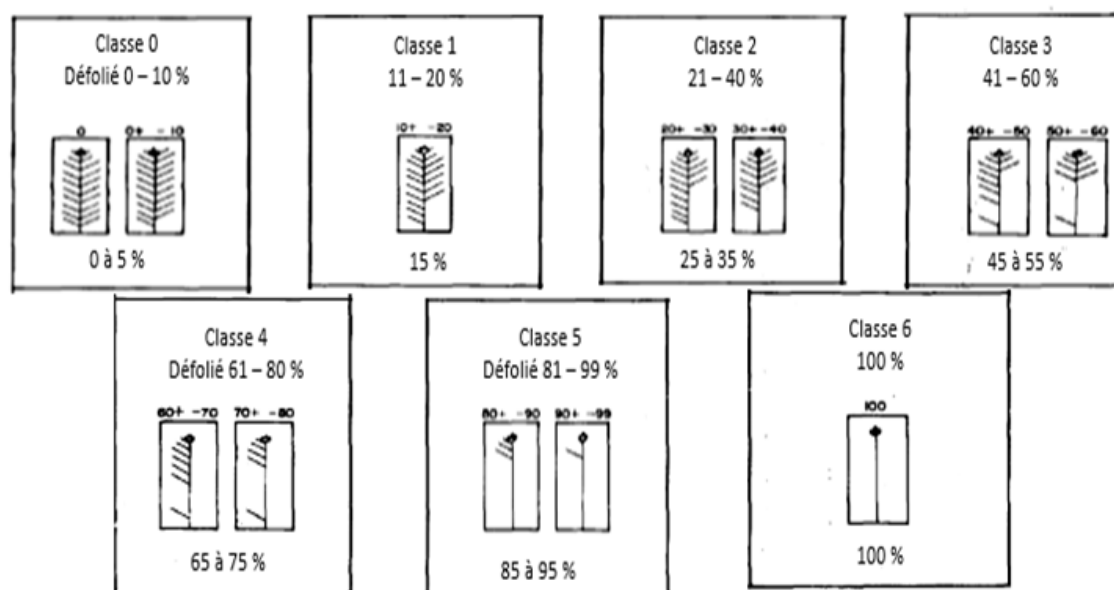


Figure 2.5. Illustration des classes utilisées pour déterminer le niveau de défoliation, image modifiée et adaptée de Fettes (1951).

2.5. Analyse des sucres et de l'amidon dans les bourgeons, les rameaux et les aiguilles

2.5.1. Préparation des échantillons

Différentes étapes ont été réalisées pour la préparation des échantillons à l'analyse des glucides non structuraux tels que le passage des branches dans l'azote liquide, la lyophilisation, le broyage du matériel et la conservation jusqu'à l'analyse. La préparation du matériel végétal reçu de la SOPFIM a consisté à séparer, à l'aide de pinces et sécateurs, les 3 parties des branches sur lesquelles portait l'étude c'est-à-dire les bourgeons, les rameaux et les aiguilles. Par la suite, ces parties ont été passées dans l'azote liquide à -160°C afin d'arrêter l'activité enzymatique. Chacune des parties à analyser a été placée dans des tubes à essai étiquetés qui ont été conservés dans un congélateur ou bien déposés directement dans

un lyophilisateur. Les échantillons ont été laissés au lyophilisateur entre 5 et 10 jours pour la dessiccation et ont été récupérés pour le broyage. Étant donné leur petite taille, les bourgeons ont été broyés à l'aide d'un broyeur à billes pendant 10 à 15 minutes (Retsch MM200 Vibrant). Avant leur broyage, les bourgeons ont été trempés au préalable dans de l'azote liquide et broyés au mortier afin de pallier l'augmentation de la température causée par la grande quantité de résine contenue dans les bourgeons des conifères. Le passage au mortier-azote liquide a aussi diminué l'adhésion aux parois de la capsule du broyeur, aussi causée par la grande quantité de résine. Quant aux rameaux et aux aiguilles, un broyeur à rotor (CT 293 Cyclotec™, FOSS) a été utilisé. Ce broyeur a permis de réduire en poudre les rameaux et les aiguilles avec un tamis de 0.3 mm.

2.5.2. Détection des sucres et de l'amidon à l'aide du spectromètre au proche infrarouge

Étant donnée la très grande quantité d'échantillons à analyser (un total de 1893 échantillons), la méthode par le NIRS (FOSS 2500) a été utilisée, via le spectromètre dans le proche infrarouge, pour analyser très rapidement les sucres totaux et l'amidon. Une masse initiale de poudre d'au moins 1 g a été utilisée pour la détection au NIR. Avec le NIRS, les échantillons en poudre (bourgeons, rameaux ou aiguilles) ont été répartis de façon uniforme dans une petite coupe et des spectres ont été réalisés par l'appareil (Abdi *et al.* 2012). En tout, près de 2000 échantillons qui ont été analysés avec le NIRS pour les 2 années d'études.

Ensuite, des spectres de référence ont été réalisés pour vérifier l'effet du manipulateur et des conditions de l'échantillon. Cette étape a été nécessaire pour la correction des données (Laterrière 2016). Après avoir créé les spectres, les données ont été vérifiées pour détecter

les échantillons aberrants. L'étude des spectres a aussi permis d'évaluer les populations de spectres présentes. Cette étape a été essentielle pour le développement des équations et la sélection des échantillons pour la calibration (Lafrenière 2018).

Des équations ont été réalisées pour enlever les données similaires et sélectionner des échantillons utilisés pour la calibration et la validation à l'aide du logiciel WinISI III (Lafrenière 2018). Une équation doit être établie pour des échantillons préparés de manières identiques d'une même « population manipulatrice », une humidité, une mouture et un appareillage constant (Lafrenière 2018). Les échantillons aberrants doivent aussi être enlevés à cette étape de construction des équations. Le programme de calcul WinISI III du NIRS 2500 a été utilisé pour la construction des équations de calibration (Fournier 2018; Lafrenière 2018).

2.5.3. Mesure des concentrations de sucres totaux pour un sous-groupe d'échantillons

La teneur en sucres totaux (particulièrement le fructose, glucose, sucrose) et en amidon a été déterminée dans des échantillons d'aiguilles et de rameaux représentant un sous-groupe de 2 populations distinctes de spectres, telle que sélectionnée par le programme. Afin de maximiser le R^2 de la courbe de calibration (R_C^2), une analyse en laboratoire a été réalisée à l'aide de différentes méthodes. La première étape a consisté à mettre les poudres des conifères au four à environ 70°C pour 12h pour enlever les molécules d'eau de la poudre.

Pour déterminer la concentration en sucres solubles totaux et en amidon des rameaux et des aiguilles, 20 mg de poudre ont été pesés. Par la suite, une extraction des sucres avec de l'éthanol à 80% (60°C ; 30 min) a été réalisée en ajoutant 5 ml d'éthanol à la poudre et en

récupérant le surnageant après une centrifugation (Bellasio *et al.* 2014). Les sucres se retrouvaient dans le surnageant, alors que l'amidon restait dans le culot. Cette étape d'extraction a été répétée trois fois afin de maximiser l'extraction des sucres solides. Par la suite, les surnageants ont été traités avec une solution de phénol (2%) et d'acide sulfurique (96%) selon Chow et Landhäusser (2004). L'absorbance des extraits a été mesurée à 490 nm avec un spectrophotomètre (UV-VIS) (DuBois *et al.* 1956). Les concentrations en sucres solubles totaux ont été converties en mg par g de matière sèche ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{dw}}$) en utilisant une courbe de dosage suivant l'équation (Fierravanti *et al.* 2019).

$$\text{Sucre soluble} = \left\{ \frac{A_{490}}{a \times d \times \left[\frac{v \times (10^{-6})}{w} \right]} \right\} \times 10^3$$

Où A_{490} est l'absorbance des échantillons à 490 nm, a est l'absorbance d'un échantillon contrôle, d est le facteur de dilution, v est le volume total extrait et w est la masse (g) de la poudre de l'échantillon.

2.5.4. Mesure des concentrations d'amidon pour un sous-groupe d'échantillons

Suite aux extractions des sucres à l'éthanol, le culot restant a été récupéré afin de déterminer la concentration en amidon (Bellasio *et al.* 2014). L'amidon a été décomposé en sucres simples (glucose, maltose) par l'ajout de l'enzyme l' α -amylase (Megazyme – 3000 U/L). Par la suite, une 2^e enzyme a été ajoutée, l'amyloglucosidase (Megazyme – 3260 U/L), pour permettre une meilleure digestion de l'amidon en sucres simples. La séquence suivante a été utilisée pour réaliser cette double digestion selon (Garcia 2019): une solution α -amylase – mémoire tampon (composé de 850 ml d'eau distillée, de 5.8 ml d'acide acétique glacial,

du NaOH 1M, 0.74 g de CaCl₂ déshydraté) a été mélangée et incubée 12 minutes à 90-100°C. Puis, un volume de 0.15 ml de la deuxième enzyme, l'amyloglucosidase, a été ajouté et les échantillons ont été incubés pendant 45 minutes à 50°C (Garcia 2019). À la suite d'un ajustement du volume des tubes à 10 ml avec de l'eau distillée, les échantillons ont été centrifugés (6 min), et le surnageant a été récupéré. Par la suite, 2 ml de la solution Reagent 3 (réalisé à partir de 100 ml d'eau distillée, 1 capsule de peroxydase (PGO) et 1.6 ml d'ortho-dianisidine) a été ajoutée dans chacun des tubes contenant les surnageants. La peroxydase (PGO) permet d'oxyder le glucose en acide gluconique avec une production quantitative de peroxyde d'hydrogène qui a oxydé à son tour le colorant (ortho-dianisidine) (Garcia 2019). Finalement, 400 µL de H₂SO₄ à 75% ont été ajoutés aux échantillons. Après un repos dans le noir, l'absorbance des échantillons a été mesurée à 530 nm à l'aide d'un spectrophotomètre. La concentration en sucre est déterminée par une courbe de calibration en fonction de différent dosage (Bellasio *et al.* 2014).

2.6. Analyses statistiques

2.6.1. *Étude de la phénologie des bourgeons, des larves de la TBE et de la défoliation*

Les données de phénologie des bourgeons et des larves, considérées comme des stades variant de 0 à 5, ont été traitées comme des variables qualitatives (Fournier 2017; Deslauriers et Rossi 2019). Pour chacun des i stade mesuré, une moyenne \bar{x} et son écart-type s_x , tous deux exprimés en jour julien, ont été calculés selon les équations de calcul de la moyenne et de l'écart-type en utilisant les fréquences :

$$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^k f_i \times x_i}{n}$$

$$s_x = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^k (x_i - \bar{x})^2}{n-1}}$$

Où x_i est la date en Jour Julien, f_i est la fréquence d'un stade i de phénologie observé à un certain jour julien et k est le nombre d'observations effectuées à un certain jour julien (adapté de Scherrer (1984)).

Par la suite, une comparaison de la phénologie des bourgeons et des larves entre les espèces a été effectuée, toujours en considérant la phénologie comme une variable qualitative. Pour ce faire, les stades ont été exprimés par leur fréquence (f_i) observée chaque jour d'observation (Tableau 2.2). La phénologie a donc été comparée entre les espèces (sapin baumier, épinette noire, épinette blanche et épinette de Norvège) et entre les années, à l'aide de modèles de régressions ordinales en utilisant la procédure PROC Logistique (SAS). Cette procédure a permis de réaliser des régressions logistiques, aussi appelées modèles de probabilité logit, dont la variable à expliquer, ici le stade de phénologie, est qualitatif nominal ((Deslauriers *et al.* 2018; Deslauriers et Rossi 2019) :

$$P(E_i) = \frac{1}{1 + \exp(x \cdot b_{DOY} + b_{stade} + b_{année} + b_{espèce} + b_{année \times espèce})}$$

Où x représente le temps en jour julien et $P(E_i)$ représente la probabilité d'observation d'un certain stade de phénologie au jour x . Les variables Jour Julien, année et espèce ont toutes été considérées comme des variables fixes. L'option LSMEANS a été utilisée pour

déterminer les différences significatives entre les années et les espèces en utilisant un test d'ajustement de Scheffe.

Par la suite, la synchronisation entre la période d'activité d'alimentation de la TBE et la phénologie des bourgeons a été calculée. Ainsi dit, des probabilités de synchronisation entre les larves de TBE en alimentation (du 4^e au 6^e stade larvaire) et de la phénologie des bourgeons (du 2^e au 5^e stade d'ouverture) ont été calculées avec des fonctions discriminantes (PROC Discrim, SAS) pour chacune des espèces de conifères étudiés : le sapin baumier, l'épinette noire, l'épinette blanche et l'épinette de Norvège (Ren *et al.* 2020). La méthode de classification a adopté une approche paramétrique basée sur des distributions normales multivariées au sein de chaque groupe pour dériver des fonctions quadratiques discriminantes. Les statistiques précédentes ont été effectuées à l'aide de SAS 9.4 (SAS Institute Inc., Cary, NC). À l'aide de JMP, l'effet de la défoliation entre les espèces et par année a été réalisé grâce au test de khi deux puisque la variable dépendante (pourcentage de défoliation) est une proportion.

2.6.2. Prédiction des valeurs de sucres totaux et d'amidon au NIRS

La régression partielle des moindres carrés (PLSR) a été utilisée pour développer des étalonnages pour la prédiction des concentrations de sucres totaux et d'amidon dans un modèle fait séparément pour tous les types les compartiments végétaux étudiés. Nous avons utilisé des informations spectrales entre 400 et 2500 nm, car l'absorption de la lumière des liaisons moléculaires liées aux glucides non structuraux se produit généralement dans cette région spectrale (Curran 1989). Pour l'analyse PLSR, nous avons utilisé la deuxième dérivée

des spectres, ce qui a conduit à de meilleurs résultats par rapport aux spectres bruts ou normalisés vectoriels.

Différents traitements ont été sélectionnés pour améliorer les modèles d'étalonnage. Les traitements mathématiques suivants: 2,16,16,1; 2,32,24,1; 2,20,20,1; 2,40,40,1; et 2,40,40,1 sont ceux utilisés et les valeurs de statistiques T critiques de 2.0 et 2.5 ont servi à la détection des valeurs aberrantes T et les valeurs T-aberrants ont été déterminées en utilisant le test t de Student et l'erreur standard (Nduwamungu C 2009). Les quatre nombres (par exemple 2,16,16,1) représentent différents traitements; le premier indique l'ordre de la dérivée, le second, l'écart sur lequel la dérivée a été calculé, le troisième, le nombre de points de lissage, et le quatrième, le deuxième lissage. La correction de la dispersion avec la variable normale standard (SNV) a été appliquée à tous les spectres à l'aide du logiciel WinISI III pour réduire la dispersion et l'effet de la taille des particules et pour supprimer les tendances linéaires ou curvilignes de chaque spectre (Abdi *et al.* 2012; St. Luce *et al.* 2012).

Un total de 75% d'échantillon a été sélectionné au hasard pour l'étalonnage, les 25% restants étant utilisés pour la validation croisée. La procédure de validation croisée a été utilisée au lieu de la validation externe, car nous avons un nombre limité d'échantillons permettant de diviser l'ensemble des échantillons en sous-ensembles d'étalonnage et de validation (Irudayaraj et Reh 2008). La validation croisée a été effectuée en utilisant quatre groupes du jeu de calibrage, de sorte que chaque échantillon du jeu de calibrage soit prédit une fois pour éviter de surajuster le modèle d'étalonnage (Abdi *et al.* 2012).

L'étalonnage des modèles a été développé à l'aide de la régression des moindres carrés partiels modifiée (MPLSR), une méthode utilisée par le logiciel WinISI III du NIRS.

Les MPLSR combinent l'analyse de la composante principale et de la régression multiple pour réduire une matrice de spectre complexe à quelques composantes orthogonales (Brunet *et al.* 2007).

Pour sélectionner le meilleur modèle d'étalonnage, deux critères étaient utilisés simultanément: la faible erreur standard de calibration (SEC) et le coefficient élevé de détermination (R_C^2) dans tous les groupes de validation croisée et globale (Janse van Vuuren *et al.* 2006).

La précision des prévisions NIRS a été évaluée avec les éléments statistiques suivants : le coefficient de détermination de la validation (R_v^2) et le rapport de l'erreur standard de prédiction sur l'écart-type ou rapport de la prédiction à la déviation (RPD), qui est l'écart-type des échantillons dans l'ensemble de validation (SD) divisé par l'erreur standard de prédiction corrigée par le biais (SEP (C)) [$RPD = SD / SEP (C)$]. Ce calcul donne une évaluation de la précision (proximité des données de référence) de la prédiction par rapport aux valeurs de référence mesurées au laboratoire. (Saeys *et al.* 2005). L'étalonnage des équations était considéré comme excellent lorsque $R_v^2 > 0,95$ et $RPD > 4,00$; réussi lorsque $0,90 \leq R_v^2 \leq 0,95$ et $3,00 \leq RPD \leq 4,00$; modérément réussi lorsque $0,80 \leq R_v^2 < 0,90$ et $2,25 \leq RPD < 3,00$; moyennement utile lorsque $0,70 \leq R_v^2 < 0,80$ et $1,75 \leq RPD < 2,25$; et non acceptable quand $R_v^2 < 0,70$ et $RPD < 1,75$ (Malley *et al.* 2004; Abdi *et al.* 2012).

2.6.3. Étude de l'impact de la teneur en sucres totaux et amidon dans les aiguilles, rameaux et bourgeons

L'analyse discriminante a été utilisée pour montrer les relations entre l'amidon et les jours juliens afin d'observer son évolution pour chaque espèce et organe. Le test d'analyse

de la variance a été utilisé pour étudier la quantité en amidon (mg/g) en fonction des parties végétales (aiguilles et rameaux), de l'année, de l'espèce et du croisement entre les 2 (espèce \times année).

Pour évaluer le taux d'influence des variables de l'étude (organe, espèce, Jour Julien, stade de débourrement, intensité de la défoliation et nombre de bourgeons) sur la variation de la concentration en amidon, une régression de forêt d'arbres décisionnels a été réalisée grâce à la fonction `forêts` aléatoires avec R (Liaw et Wiener 2002) afin de classer l'importance des variables sur la variabilité de la concentration d'amidon. L'importance de chaque variable est calculée au moyen des tests de permutations sur tous les arbres décisionnels. La relation entre la variable testée et les autres variables est désorganisée plusieurs fois et si l'impact est élevé c'est-à-dire que la précision du modèle se dégrade, c'est que la variable a une grande importance et *vice versa*. L'importance de la permutation est définie comme étant la diminution des performances du modèle lorsqu'une valeur de la variable est mélangée de manière aléatoire (Breiman 2001).

Une analyse discriminante linéaire (LDA) a été réalisée grâce à la fonction `masse` avec R (Venables et Ripley 2002). Cette analyse permet d'expliquer comment et pourquoi les espèces sont différentes selon les variables utilisées pour l'analyse discriminante. Le sujet de l'analyse est donc l'espèce et les variables discriminantes sont les stades de bourgeonnement, la concentration en amidon, l'intensité de défoliation, le nombre de bourgeons et le Jour Julien. LD1 est la première fonction linéaire qui réalise la séparation maximale des cinq groupes (variables discriminantes). LD2 est une fonction linéaire, orthogonale à LD1, qui réalise la séparation maximale entre toutes les fonctions linéaires orthogonales à LD1, et ainsi

de suite. La valeur et le signe des coefficients de l'analyse discriminante déterminent le rôle des variables dans la prédiction d'une espèce.

CHAPITRE 3

RÉSULTATS

3. Résultats

3.1. Phénologie des bourgeons

Pour les quatre espèces d'arbres, l'ouverture des bourgeons s'est déroulée progressivement suivant une tendance quasi-linéaire au fil du temps (Figure 3.1). Un effet significatif des Jours Juliens a été trouvé, et ce, pour les deux années (Tableau 3.1, $P < 0.0001$). En 2018 et en 2019, l'espèce, l'année, le Jour Julien et l'interaction année-espèce ont eu un effet sur les stades d'ouverture des bourgeons (Tableau 3.1, $P < 0.0001$). La durée d'ouverture des bourgeons a été similaire pour les deux années d'étude, avec une moyenne de 31 ± 5 et 34 ± 2 jours en 2018 et 2019, respectivement. Au cours de ces années, la période de bourgeonnement était différente de 2 jours chez l'épinette blanche, l'épinette de Norvège et le sapin baumier, c'est-à-dire allant du 146^e au 177^e Jour Julien en 2018 et du 146^e au 179^e Jour Julien en 2019. Cependant, chez l'épinette noire, la durée de développement des bourgeons est identique entre les deux années (36 jours). En 2018 de même qu'en 2019, le début du débourrement du bourgeon a été observé au 146^e jour julien.

Les phases de développement des bourgeons n'étaient pas toutes différentes entre les espèces (Figure 3.1, Tableau 3.1). Il y a une différence entre les stades de débourrement chez l'épinette blanche, l'épinette de Norvège et l'épinette noire ($P < 0.0001$). Contrairement aux autres espèces, le développement des bourgeons chez le sapin baumier a été similaire à celui de l'épinette blanche ($P = 0.0684$, Tableau 3.2). En ce qui concerne l'épinette noire, il existe une différence phénologique des bourgeons entre cette espèce ($P < 0.0001$) et l'épinette de Norvège et le sapin baumier ($P < 0.0001$). Le débourrement de l'épinette de Norvège est différent du sapin baumier (Tableau 3.2).

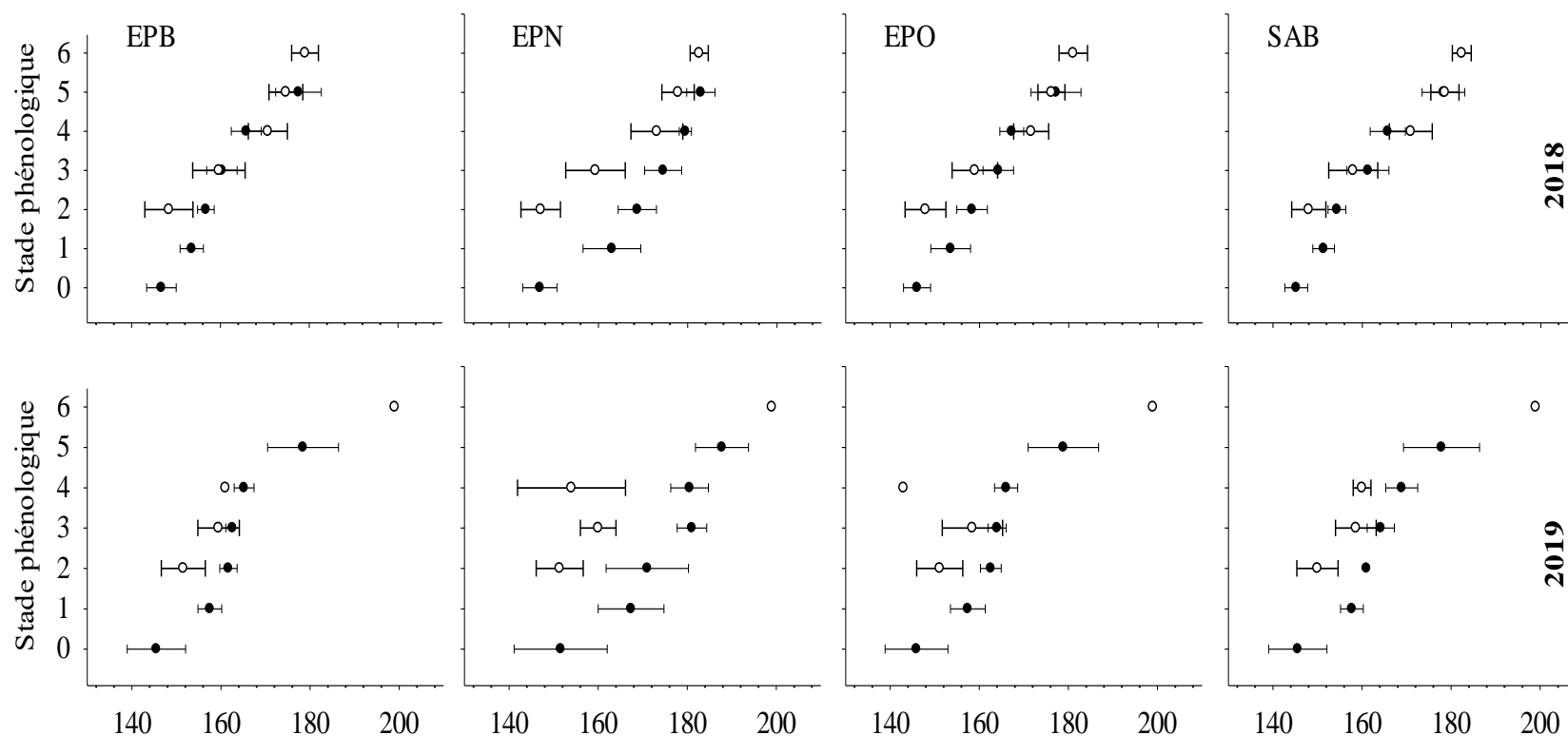


Figure 3.1. Stades de développement des bourgeons (ronds noirs) et des larves (cercle blancs) de la tordeuse des bourgeons de l'épinette en 2018 et 2019 chez l'épinette blanche, l'épinette noire, l'épinette de Norvège et le sapin baumier. Toutes les données sont exprimées en tant que moyenne calculée selon les Jours Juliens. Les lignes horizontales représentent les écarts-types.

Tableau 3.1. Régressions ordinales testant l'effet du Jour Julien (JJ), des espèces et des années sur le stade du débourrement et de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (larves) en 2018 et 2019. Pour chaque effet, les résultats incluent le Wald Statistique κ^2 , les degrés de liberté (ν) et probabilité (P). Pour les bourgeons et les larves, les modèles de régressions ordinales étaient significatifs avec des probabilités de $P < 0.0001$).

Phénologie	Effet	Wald κ^2	ν	P
Bourgeon	JJ	11022.02	1	< 0.0001
	Espèce	6694.8	3	< 0.0001
	Année	1235.8	1	< 0.0001
	Espèce \times Année	378.7	3	< 0.0001
Larve	JJ	2491.6	1	< 0.0001
	Espèce	22.8	3	< 0.0001
	Année	892.8	1	< 0.0001
	Espèce \times Année	21.5	3	< 0.0001

Tableau 3.2. Comparaisons multiples (ajustement de Scheffe) entre les espèces pour la phénologie des bourgeons et les stades larvaires de la TBE. Une probabilité ($P < 0.05$) indique des différences significatives entre les espèces, selon les modèles de régression ordinaire.

Phénologie	Comparaison entre espèces		Probabilité
Bourgeon	EPB	EPN	<.0001
	EPB	EPO	<.0001
	EPB	SAB	0.0684
	EPN	EPO	<.0001
	EPN	SAB	<.0001
	EPO	SAB	<.0001
Larve	EPB	EPN	0.1431
	EPB	EPO	0.0437
	EPB	SAB	0.4774
	EPN	EPO	0.8696
	EPN	SAB	0.0028
	EPO	SAB	0.0008

3.2. Phénologie des larves

Indépendamment de l'espèce d'arbre sur laquelle les larves se sont développées, le passage des différents stades de développement s'est déroulé suivant une tendance quasi-linéaire (Figure 3.1). Donc, tout comme les bourgeons, un effet significatif des jours juliens a été trouvé (Tableau 3.1, $P < 0.0001$). Le deuxième stade larvaire a été observé autour du 147^e Jour Julien en 2018 chez toutes les espèces, alors qu'en 2019 c'était autour du 150^e Jour Julien. Le processus de développement larvaire, du stade 2 au stade 5, a été plus long en 2019 : l'ensemble des stades larvaires a duré 34 ± 2 jours en 2018 et 50 ± 1 jours en 2019 (Figure 3.1). Cependant, la collecte des données des stades de développement des larves en

2019 n'a pas été réalisée périodiquement, c'est-à-dire aux 3-4 jours comme en 2018, entre les stades 4 et 6. La comparaison entre les années pour les larves n'est donc pas tout à fait fiable.

En 2018 et en 2019, l'espèce, et l'interaction année-espèce ont eu un effet significatif sur le développement larvaire de la TBE (Tableau 3.1 et 3.2, $P < 0.0001$). Le développement des larves n'était donc pas similaire entre les différentes espèces et années. Cependant, la phénologie des larves se développant sur l'épinette blanche a été similaire à celle des larves se développant sur l'épinette noire (Tableau 3.2, $P = 0.1431$) ou sur le sapin baumier (Tableau 3.2, $P = 0.4774$). De même, la phénologie des larves se développant sur l'épinette noire et sur l'épinette de Norvège est similaire (Tableau 3.2, $P = 0.8696$). En revanche, une différence dans la phénologie des larves a été observée entre l'épinette blanche et l'épinette de Norvège ($P = 0.0437$), entre l'épinette noire et le sapin baumier ($P = 0.0028$) et entre l'épinette de Norvège et le sapin baumier ($P = 0.0008$) (Tableau 3.2).

3.3. Défoliation entre espèces et par année

Les 4 espèces étudiées ont subi une défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette durant les deux années d'étude, mais avec des intensités différentes selon l'espèce ($P < 0.0001$) et l'année ($P = 0.0005$) (Tableau 3.3). En 2018, l'espèce ayant subi la défoliation de la pousse annuelle la plus sévère a été l'épinette blanche (12.5%), suivi par le sapin baumier (4%), l'épinette de Norvège (3%) et enfin l'épinette noire (1.5%) (Figure 3.2). De même, en 2019, l'espèce la plus défoliée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (défoliation de la pousse annuelle) a été l'épinette blanche (3%), suivi par le sapin baumier

(2%), l'épinette noire (1.5%) et enfin, l'épinette de Norvège (1%). En général, le taux de défoliation a diminué en 2019 par rapport à l'année précédente (Tableau 3.3). L'espèce a un plus grand effet sur la défoliation que l'année (Tableau 3.3). Il est à noter que le taux de défoliation de la pousse annuelle a considérablement baissé chez l'épinette blanche (passant de 12.5% à 3%) (Figure 3.2). La défoliation était similaire chez l'épinette noire, l'épinette de Norvège et le sapin baumier (Tableau 3.3, Figure 3.2).

Tableau 3.3. Effet des espèces et des années sur le pourcentage de défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Effet	Degrés de liberté	Khi deux du rapport de vraisemblance	Prob. > khi deux
Année	1	12.0607	0.0005
Espèce	3	20.3803	<.0001
Terme	Estimation		Prob. > khi deux
Constante	5.7918439		<.0001
Année [2019-2018]	-3.316787		0.0005
Espèce [EPB]	5.4942727		<.0001
Espèce [EPN]	-2.526898		0.0013
Espèce [EPO]	-2.010125		0.0062

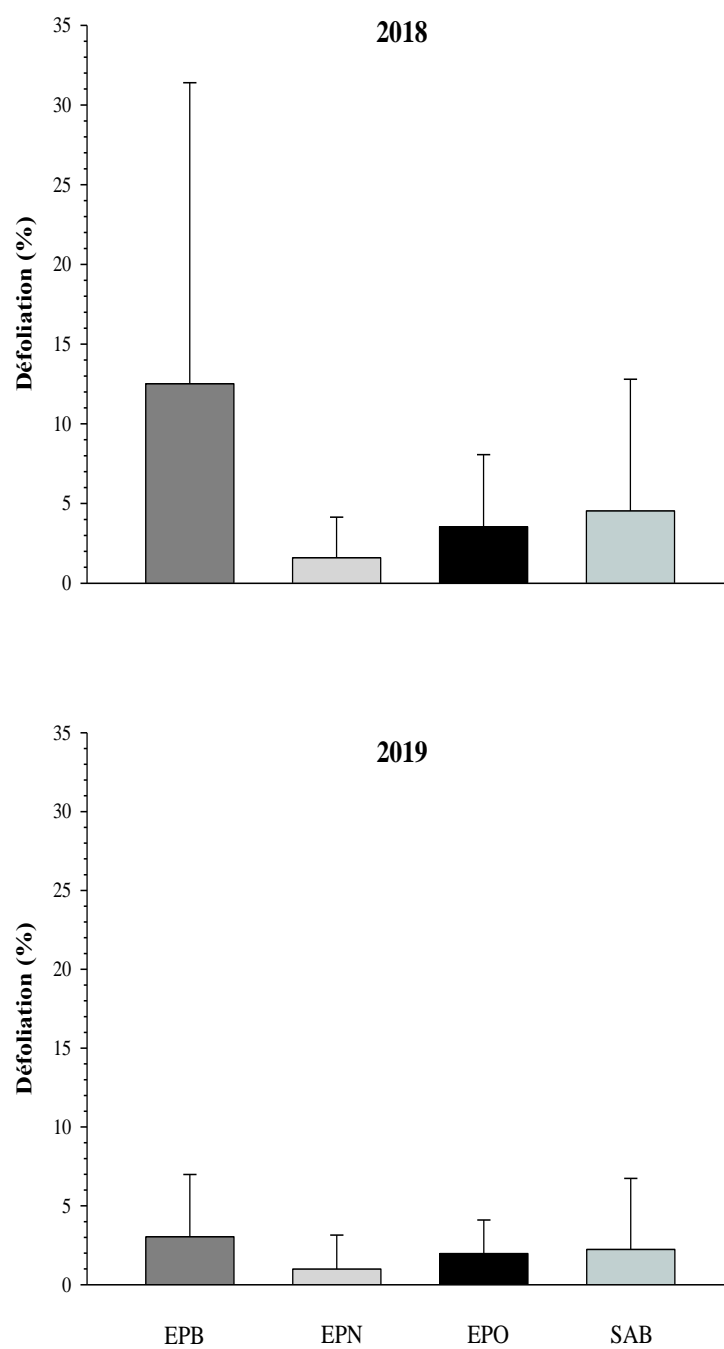


Figure 3.2. Taux de défoliation de la pousse annuelle (en pourcentage, %) pour l'EPB, l'EPN, l'EPO et le SAB au cours des années 2018 et 2019.

3.4. Synchronisme phénologique des interactions plante-insecte

En 2018, la variation entre le stade optimal d'alimentation larvaire et le stade optimal de débourrement était entre 0 et 22 jours, selon l'espèce et l'année (Figure 3.3). Les larves ont été observées 20 jours après le débourrement des bourgeons de l'épinette blanche et 25 jours après celui du sapin baumier. Il y avait un écart plus long, c'est-à-dire de 10 jours, entre le stade optimal d'alimentation des larves et l'ouverture optimale des bourgeons. Comparé aux autres espèces, la phénologie larvaire était mieux synchronisée chez l'épinette noire avec une probabilité d'environ 93 % synchronisme vers le jour julien 177. En raison de problèmes techniques sur le terrain en 2019, il n'a pas été possible de calculer de probabilités d'occurrence fiables pour la phénologie des bourgeons et celle des larves (Figure 3.3). Ceci est dû au fait que les stades larvaires n'ont pas été entièrement évalués entre les stades 4 et 6. Néanmoins, il est possible de remarquer que l'ouverture des bourgeons s'est produite entre 1 à 15 jours plus tard en 2019 comparé à l'année précédente. Il est possible d'observer un retard dans le début de l'ouverture des bourgeons et une anticipation de la fin du débourrement par rapport à l'année précédente.

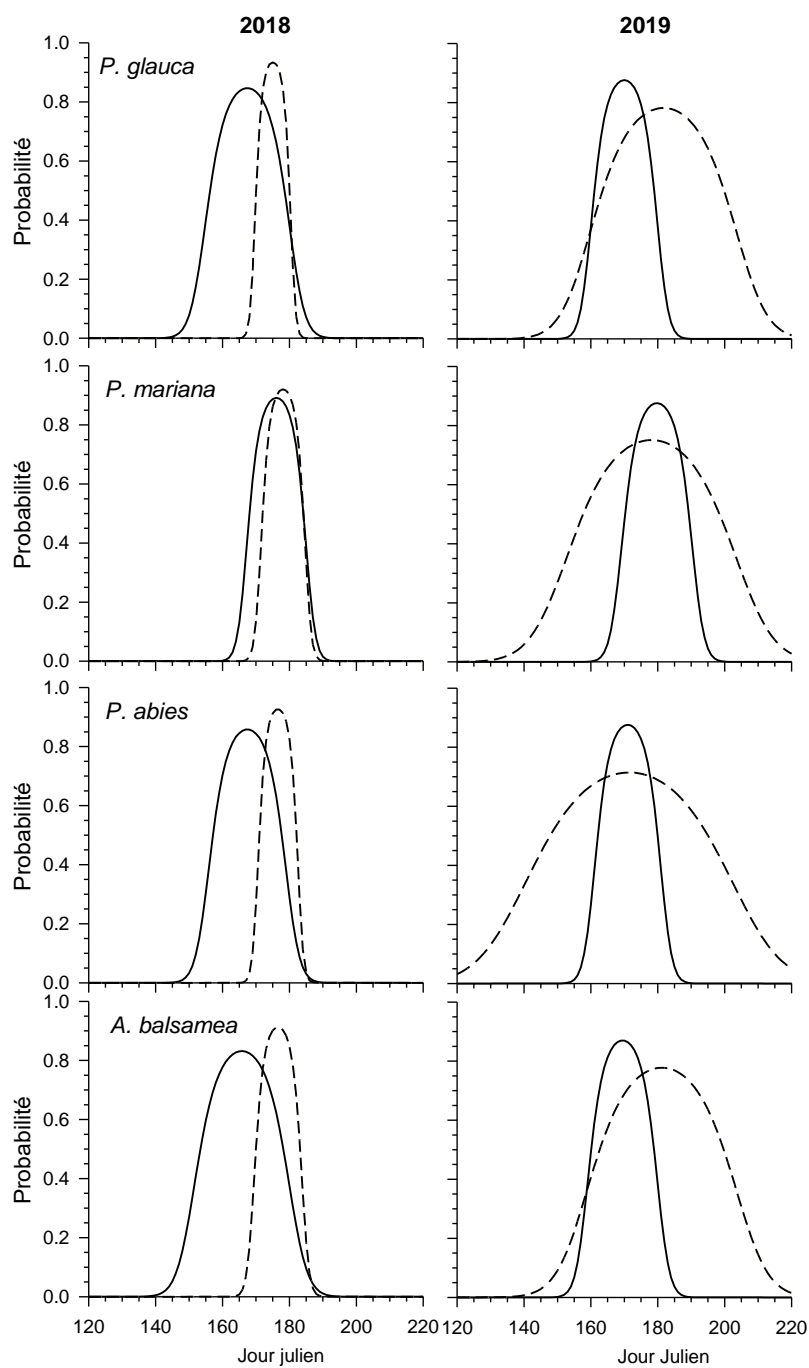


Figure 3.3. Probabilité de synchronisme entre l'alimentation des larves (ligne pointillée) et l'ouverture des bourgeons (ligne noire) des espèces de conifères sensibles à la défoliation soit l'épinette blanche, l'épinette noire, l'épinette de Norvège et le sapin baumier en 2018 et 2019.

3.5. Détermination de la teneur en sucres totaux des aiguilles et des rameaux à l'aide du NIRS

La prédiction des sucres totaux des aiguilles et des rameaux n'a pas été possible grâce au NIRS (Figure 3.4B). La valeur du RPD (rapport de l'erreur standard de prédiction sur l'écart-type ou rapport de la prédiction à l'écart) des sucres totaux des aiguilles a été inférieure à 1.75 (soit 0.74) avec un R_v^2 de 0.10 et donc classé non acceptable (Malley *et al.* 2004). En ce qui concerne le RPD des rameaux, il était aussi inférieur à 1.75. Il a donc été impossible de prédire les sucres totaux à l'aide de la méthode du NIRS.

3.6. Détermination de la teneur en amidon dans les aiguilles et les rameaux à l'aide du NIRS

Il a toutefois été possible de calibrer et prédire les valeurs de concentration en amidon dans 2 compartiments, soit les aiguilles et les rameaux. Toutefois, les niveaux de prédiction étaient légèrement différents pour ces compartiments.

3.6.1. Détermination de la concentration en amidon dans les aiguilles

Des modèles d'étalonnage robustes et parcimonieux ont été identifiés dans les aiguilles et leur pouvoir prédictif dans la validation externe a été conservé (Figure 3.4A). La prédiction de l'amidon des aiguilles a donné de bons résultats ($R^2 = 0.94$). De plus, les points sont uniformément répartis tout autour de la courbe de régression (Figure 3.4A). Le coefficient de détermination des équations de calibration a été légèrement supérieur ($R_c^2 = 0.98$). Par la suite, le rapport entre l'écart-type des valeurs de référence de laboratoire et l'erreur standard, appelée rapport de la prédiction à l'écart (RPD) a été calculé, ce qui a donné une évaluation

de la précision de la prédiction par rapport aux valeurs de référence mesurées en laboratoire. Le RPD ainsi obtenu a été de 4.33 ce qui signifie que la précision de la prédiction de l'amidon des aiguilles est considérée comme excellente.

3.6.2. Concentration en amidon dans les rameaux

La régression partielle des moindres carrés des spectres mesurés au NIRS et des valeurs de laboratoire a aussi produit de bons modèles d'étalonnage pour l'amidon des rameaux (Tableau 3.5). Le R_c^2 de la calibration ou étalonnage a été de 0.97 et de 0.82 pour la validation. Le RPD a été de 2.36 c'est-à-dire modérément réussi. Cela se confirme par le biais qui n'est pas important (Tableau 3.4C). Pareillement, la courbe de prédiction des valeurs d'amidon dans les rameaux montre une uniformité des points tout au long de cette courbe de régression entre les valeurs mesurées et les valeurs prédites (Figure 3.4C).

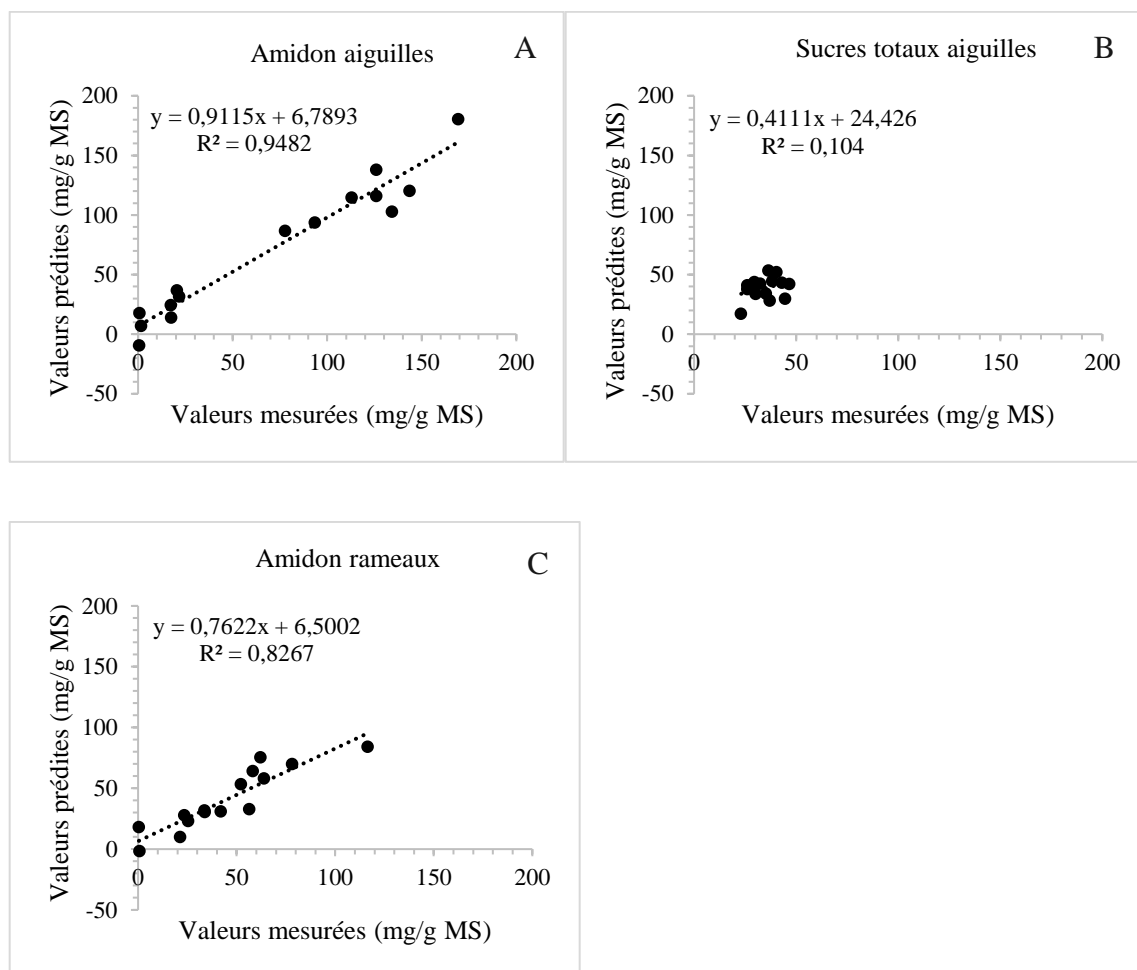


Figure 3.4. Modèle de validation ou relation entre les valeurs de référence de l'amidon et des sucres totaux obtenues au laboratoire et les valeurs de validation de l'amidon et des sucres totaux des aiguilles et des rameaux prédits en mg par gramme de matière sèche (mg/g MS).

Tableau 3.4. Statistiques d'étalonnage pour l'estimation de la teneur en glucides (mg/g MS) des aiguilles et des rameaux de sapin baumier, épinette noire, épinette blanche et épinette de Norvège obtenues par régression partielle des moindres carrées modifiée (PLS).

Carbones non structuraux		SEC	Rc²	Rv²	SD	Pente	SEP(C)	RPD	Biais
Aiguilles	Sucres totaux	7.48	0.63	0.10	7.28	0.25	9.77	0.74	- 4.06
	Amidon	7.43	0.98	0.94	61.32	1.04	14.14	4.33	- 0.51
Rameaux	Amidon	3.87	0.97	0.82	30.28	1.08	12.78	2.36	4.10

3.7. Impact de la quantité en amidon dans les aiguilles et les rameaux

La dynamique de la concentration en amidon dans les aiguilles et les rameaux suit une évolution saisonnière avec une augmentation au printemps et une diminution durant l'été. Le pic des concentrations est situé en juin, chez les aiguilles et les rameaux (Figure 3.5).

Les variations dans la concentration d'amidon dans les quatre espèces ont été significativement affectées par l'année et l'espèce ($P < .0001$, Tableau 3.5). L'année a été le facteur le plus explicatif de la variation d'amidon chez les deux organes (72% de la variance expliquée), et son effet a significativement changé selon l'espèce, bien que la variance expliquée par l'interaction entre l'année et l'espèce soit très faible (1%) dans les deux cas (Tableau 3.5). D'une année à une autre, la quantité d'amidon varie chez les espèces étudiées, mais la concentration en amidon est significativement plus élevée en 2018 comparativement en 2019 (Figure Tableau 3.5, Figure 3.5). En 2018, il y a eu beaucoup plus d'amidon dans les aiguilles que dans les rameaux (Figure 3.5). Chez les aiguilles de toutes les espèces, la concentration en amidon a été plus élevée en 2018 qu'en 2019 ($P < 0.0001$). Dans les rameaux en revanche, c'est l'inverse qui s'est produit sauf chez le sapin baumier où

la quantité d'amidon a diminué en 2019 (Figure 3.5) ce qui explique que l'effet croisé espèce × année est significatif ($P < 0.0001$, Tableau 3.5).

Tableau 3.5. Analyse de la variance des espèces et des années pour la concentration en amidon (mg/g MS) dans les aiguilles et les rameaux. Une probabilité ($P < 0.05$) indique des différences significatives entre les espèces. Pour chaque effet, les résultats incluent le rapport F, les degrés de liberté (Df) et probabilité (P)

Organe	Effet	Df	F value	P value	% de variance expliquée
Rameaux	Espèce	3	154.1722	<0.0001	27
	Année	1	1133.3523	<0.0001	72
	Espèce × Année	3	5.5298	<0.0001	1
Aiguilles	Espèce	3	152.6038	<0.0001	27
	Année	1	1116.6898	<0.0001	72
	Espèce × Année	3	5.3472	<0.0001	1

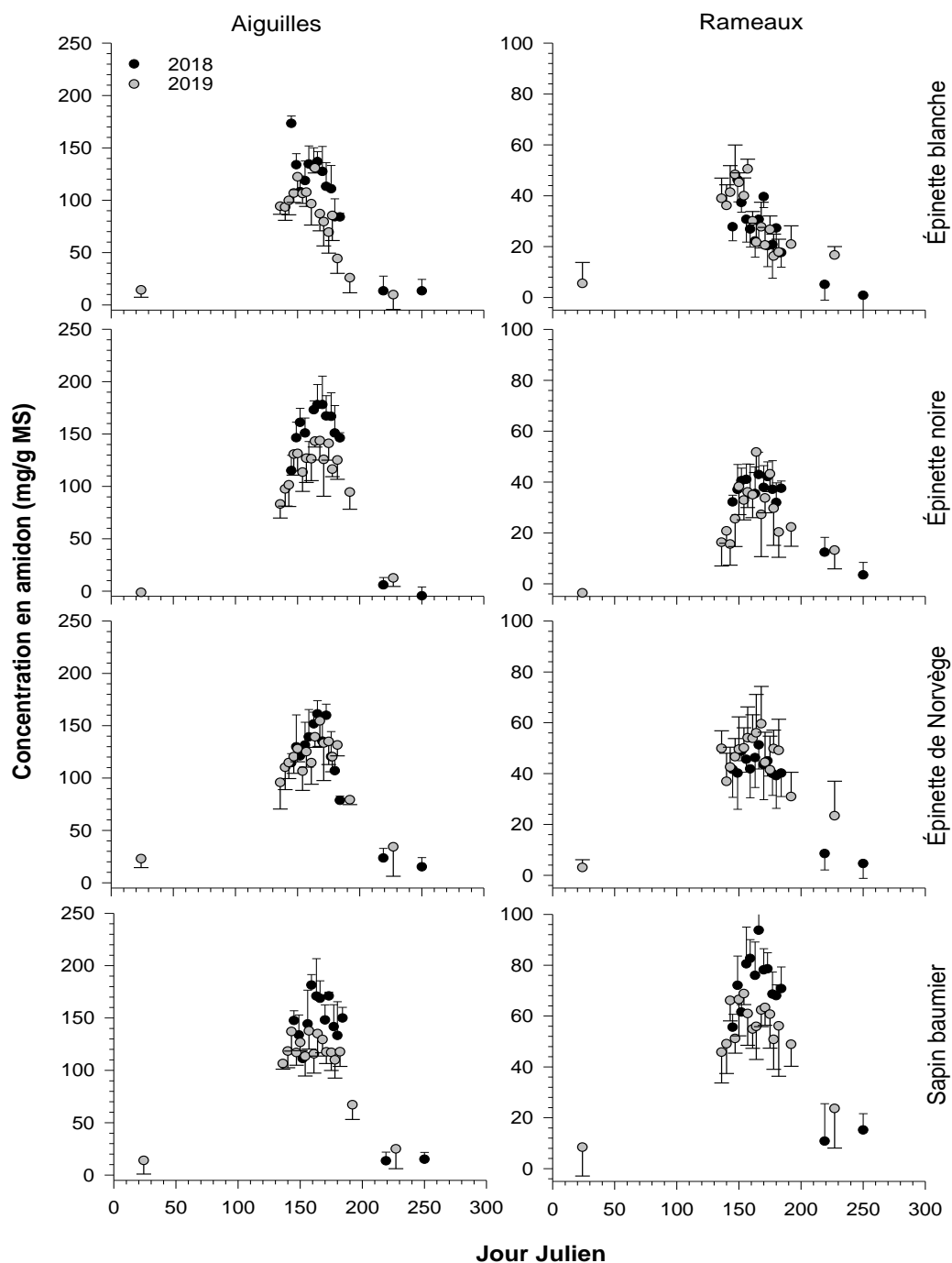


Figure 3.5. Variation de l'amidon (mg/g MS) mesuré dans les aiguilles (à droite) et les rameaux (à gauche) durant l'année 2018 et 2019 chez 4 espèces de conifères. Les cercles représentent la moyenne tandis que les barres verticales représentent l'écart-type. Notez que l'axe des concentrations (axe en mg/g MS) est différent entre les aiguilles et les rameaux.

La régression de forêt d'arbres décisionnels a bien représenté la variation des concentrations d'amidon mesurées dans cette étude (Figure 3.6, b). Le nuage des points indique une forte relation entre les valeurs de concentrations d'amidon prédites et celles observées ($R^2 = 0.92$), qui sont dispersées uniformément autour de la bissectrice 1 : 1. Selon la régression de forêt d'arbres décisionnels expliquant l'effet de différents facteurs, la variable organe est celle qui a le plus influencé (40 %) la concentration en amidon comparativement aux autres variables (espèce, Jour Julien, stade de débourrement, intensité de la défoliation et nombre de bourgeons). Le pourcentage d'influence de l'espèce sur la variation de la concentration en amidon représente la moitié de celui des organes, soit une valeur d'environ 20%. L'importance du Jour Julien sur la variation de la teneur en amidon vient en 3^e position, après les organes et les espèces. Au sein de l'ensemble des facteurs utilisés pour la prédiction de l'amidon, les stades de débourrement sont importants à 12 %. L'intensité de la défoliation vient avant les stades de débourrement avec une différence d'environ 5 %. Le nombre de bourgeons par espèce, quant à eux, a le plus faible impact sur la variation de la concentration en amidon (Figure 3.6, a).

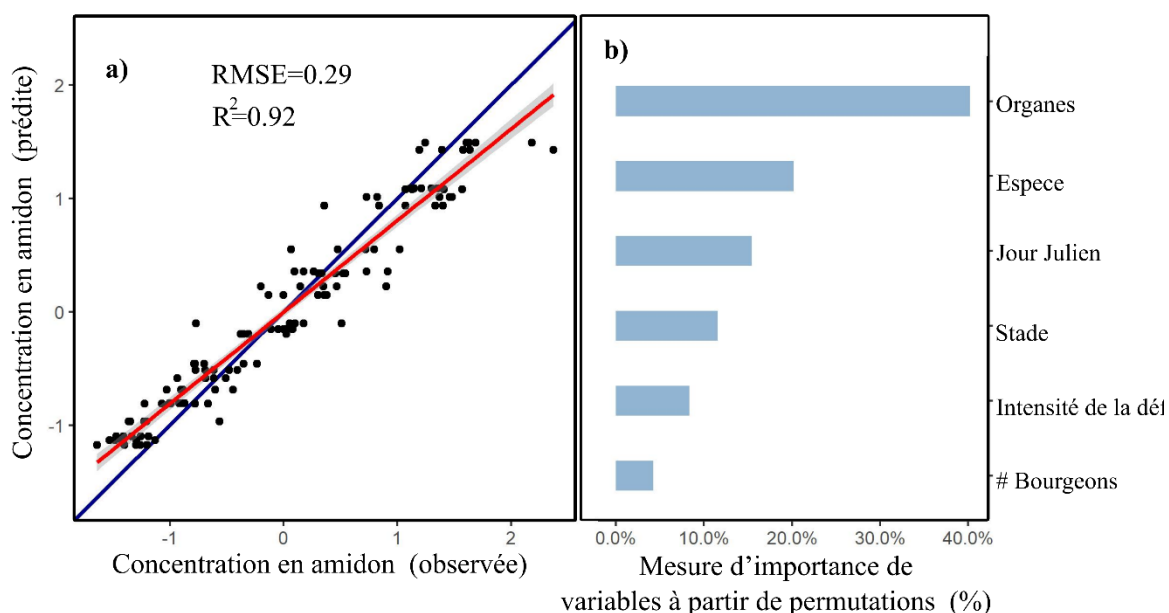


Figure 3.6. a) Évaluation de la qualité de la régression de forêt d'arbres décisionnels où RMSE (0.29) est l'erreur de l'écart quadratique moyen et R^2 (0.92) le coefficient de détermination de ce modèle de régression; **b)** Mesure d'importance de variables à partir de permutations expliquant l'effet des facteurs phénologiques et facteurs externes (organe, espèce, Jour Julien, stade de débourrement, intensité de la défoliation et nombre de bourgeons) sur la concentration en amidon.

L'analyse discriminante linéaire montre une séparation nette entre l'épinette de Norvège et les autres espèces boréales sur l'axe horizontal (LD1) et une séparation plus légère entre les espèces boréales sur l'axe vertical, avec l'épinette blanche séparée par l'épinette noire et le sapin baumier (Figure 3.7). L'axe LD1 (Figure 3.7) explique 74.59 % de la variabilité et montre que l'épinette de Norvège est différente par rapport aux autres espèces, le nombre de bourgeons étant la variable la plus importante permettant de séparer les espèces (Tableau 3.6). Les branches du sapin baumier, d'épinette noire et d'épinette blanche avaient un nombre de bourgeons supérieur par rapport aux branches d'épinette de

Norvège. Les stades d'ouverture des bourgeons de l'épinette noire, du sapin baumier et de l'épinette blanche sont aussi plus tardifs par rapport à ceux de l'épinette de Norvège qui est l'espèce la plus précoce parmi les quatre espèces (-0.61). Les coefficients représentant la concentration en amidon et l'intensité de la défoliation présentent des valeurs plus faibles, respectivement 0.11 et 0.09, indiquant que le sapin baumier, l'épinette noire et l'épinette blanche ont été plus défoliés et ont plus d'amidon par rapport à l'épinette de Norvège, mais représentent une importance marginale pour cet axe. Successivement, l'ouverture des bourgeons sur l'épinette noire, le sapin baumier et l'épinette blanche se termine plus tard par rapport à l'épinette de Norvège (coefficient pour les Jours Juliens de 0.65, Tableau 3.6).

L'axe LD2 explique 22.45% de variabilité, en séparant l'épinette noire, le sapin baumier et l'épinette blanche sur la dimension verticale (Figure 3.7). L'ouverture des bourgeons est observée plus tard chez le sapin baumier et l'épinette noire (coefficient pour les Jours Juliens de 6.13). L'épinette noire a été l'espèce avec le contenu d'amidon le plus élevé et la moins défoliée (coefficient d'amidon = 0.28 Figure 3.7) en étant à l'opposé de l'épinette blanche sur l'axe LD2. Le coefficient d'intensité de défoliation sur LD2 (-1.91) discrimine l'épinette blanche, qui a été l'espèce la plus défoliée, après le sapin baumier et l'épinette noire (Figure 3.7). Par rapport aux autres espèces, l'épinette blanche présente aussi plus de bourgeons (-2.13). C'est l'épinette blanche, qui se sépare vers le bas par rapport aux autres espèces, avec des stades de débourrement plus précoces (-5.87).

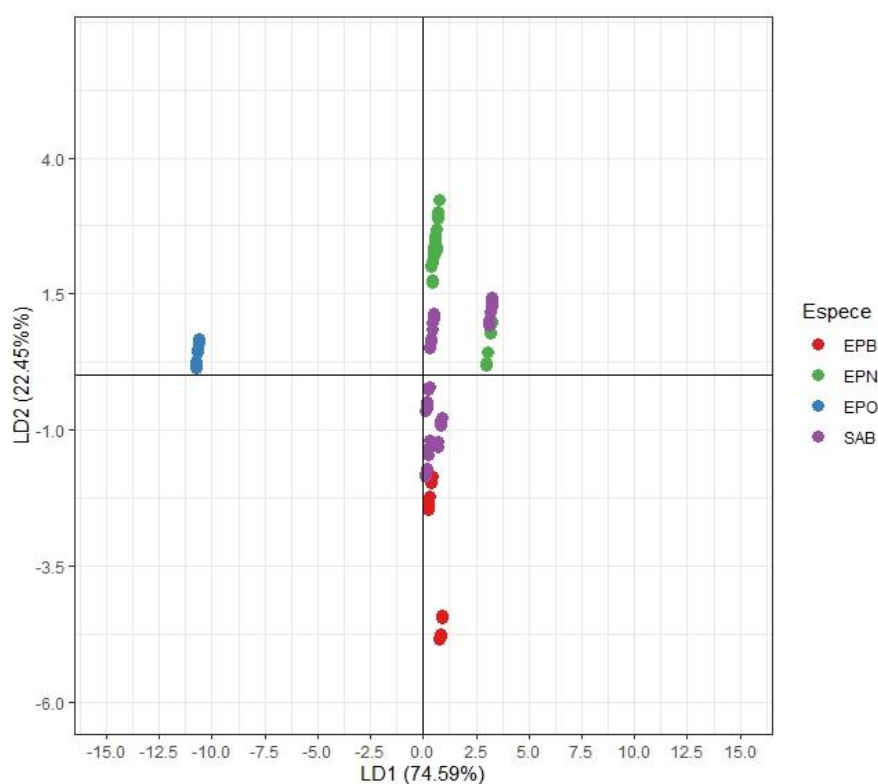


Figure 3.7. Représentation de l'analyse discriminante linéaire expliquant la variabilité entre les différentes espèces à partir des variables discriminantes (stades de bourgeonnement, concentration en amidon, nombre de bourgeons intensité de défoliation et jour julien). LD1 et LD2 représentent les deux premières discriminantes linéaires de l'analyse discriminante linéaire (LDA) des ensembles de données normalisées combinées.

Tableau 3.6. Coefficients de l'analyse discriminante linéaire obtenus à partir des fonctions linéaires LD1 et LD2 (stades de bourgeonnement, concentration en amidon, nombre de bourgeons, intensité de défoliation et Jour Julien).

Variables	LD1	LD2
Stade du bourgeon	-0.61	-5.87
Amidon	0.09	0.28
Nombre de bourgeons	3.14	-2.13
Intensité de défoliation	0.11	-1.91
Jour Julien	0.65	6.13

CHAPITRE 4

DISCUSSION

4. Discussion

4.1. Ouverture des bourgeons, émergence des larves et défoliation

4.1.1. Débourrement et différence entre les années et les espèces

L'ouverture des bourgeons a été influencée par la succession des Jours Juliens au cours de l'année, et ce durant les 2 années d'études. Les températures et les autres facteurs externes influencent la croissance des arbres dans leur milieu naturel et particulièrement la croissance primaire au fur et à mesure que les Jours Juliens évoluent (Badeck *et al.* 2004). Par exemple, de l'automne jusqu'au début de l'hiver, il y a une réduction de la photopériode et de la température qui enclenche les processus de dormance profonde des bourgeons dans le but de résister au froid (Arora *et al.* 2003; Charrier *et al.* 2018). Au printemps, l'augmentation des températures réduit la résistance au froid et enclenche les processus menant au débourrement (Charrier *et al.* 2018). Le déclenchement du débourrement a commencé plus tôt chez l'épinette de Norvège, a été similaire chez l'épinette blanche et le sapin baumier et a été tardif chez l'épinette noire. En plus de l'influence des Jours Juliens, les stades de débourrement des bourgeons dépendent aussi de l'année et de l'espèce. La phénologie du bourgeon intègre les conditions environnementales, mais aussi les effets du génotype (Cody et Prigge 2003; Girault 2009; Huang *et al.* 2014).

D'une année à une autre, la date débourrement a varié chez toutes les espèces, mais l'épinette noire a systématiquement présenté un retard par rapport aux autres espèces. Cela pourrait s'expliquer par une réponse différente de cette espèce à la désacclimatation au froid au printemps, qui est un processus fortement influencé par la température. En effet, selon

Man *et al.* (2017) l'épinette noire est plus lente à perdre la résistance au froid par rapport aux autres espèces de conifères lors de la désacclimatation au froid au printemps. La section 4.3 explique davantage cette exception de l'épinette noire et l'effet des différents facteurs étudiés sur la variation des dates de débourrement des autres espèces.

4.1.2. Débourrement et défoliation

Contrairement au débourrement tardif chez l'épinette noire, le débourrement est très précoce chez l'épinette de Norvège. L'épinette de Norvège commence et termine le processus d'ouverture des bourgeons avant toutes les autres espèces alors que l'épinette noire termine le processus d'ouverture des bourgeons plus tard que toutes les autres. Le débourrement retardé chez l'épinette noire a diminué le synchronisme de cette espèce avec l'émergence des larves de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Pour cette raison, son intensité de défoliation a été presque nulle durant la 2^e année.

En revanche, l'épinette de Norvège n'a pas subi ce même schéma. En fait, il s'agit d'une espèce non autochtone au Québec (Schmid 2014; Ramos-Dorantes *et al.* 2017). Le faible nombre de bourgeons pourrait être moins attrayant pour les larves. Les larves sont effectivement attirées par la nourriture plus abondante et tendre (Heron 1965; Quiring et McKinnon 1999; Ren *et al.* 2020). Le moment du débourrement est critique pour les jeunes larves, car l'adéquation du feuillage comme nourriture diminue rapidement après le débourrement (Quiring et McKinnon 1999). Le débourrement plus précoce de l'épinette de Norvège, à cause de son faible nombre de bourgeons et une défoliation d'année précédente, pourrait avoir protégé cette espèce d'une forte défoliation durant la 2^e année. Le débourrement précoce induit par la défoliation est une stratégie phénologique des arbres

contre les herbivores (Ren *et al.* 2020). Cette réponse phénologique chez l'épinette de Norvège devra faire l'objet d'études plus approfondies étant donné qu'il s'agit d'une espèce exotique qui n'a pas co-évolué avec la tordeuse comme c'est le cas pour les autres espèces.

La défoliation a été similaire chez toutes les espèces sauf chez l'épinette blanche qui est l'espèce la plus défoliée. L'intensité de défoliation varie en fonction de la phénologie des bourgeons de chaque espèce et est particulièrement influencée par le mode d'échantillonnage. Lorsque l'échantillonnage, comme c'est le cas dans cette étude, est réalisé sur la base des individus, la variation de la défoliation peut être plus élevée comparativement à une évaluation à l'échelle du peuplement (MacLean 1984; Vanderklein et Reich 1999; MacLean et Lidstone 2011). Le nombre d'individus restreint échantillonné dans la population d'épinette blanche a pu avoir une influence sur l'intensité de défoliation de cette population. L'épinette blanche est aussi l'espèce qui a le plus de bourgeons et qui a débourré après l'épinette de Norvège et de façon similaire avec le sapin baumier. Les conditions ont donc été très favorables pour que la défoliation soit la plus élevée chez l'épinette blanche suivie par le sapin baumier (Blais 1984). La phénologie de ces 2 espèces a été plus synchronisée avec la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Heron 1965; Lawrence *et al.* 1997; Clancy *et al.* 2004). Il est important de reconnaître toutefois que dans notre étude l'épinette blanche a été son hôte de prédilection. En effet, le débourrement des bourgeons de l'épinette blanche est plus rapproché dans le temps de la sortie de diapause des larves (Heron 1965; Volney et Cerezke 2011). Au printemps, étant donné que la sortie des bourgeons du sapin baumier est synchrone avec la sortie des larves de stades 2, le sapin baumier est considéré comme étant l'hôte de prédilection de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (MacLean 1984; Jardon *et*

al. 2003; Nealis 2012; Neau 2014). En revanche, l'émergence des larves de la tordeuse des bourgeons de l'épinette peut aussi synchroniser avec le bourgeonnement chez l'épinette blanche (McGugan 1954; Greenbank 1956).

4.1.3. Émergence des larves et différences entre les espèces

La fenêtre de développement des larves a augmenté en 2019 par rapport à 2018, passant de 30 à 50 jours, mais le suivi phénologique n'a pas été complet (les observations précises ont été effectuées seulement jusqu'à la phase L4). Les écarts entre l'émergence des larves et l'ouverture des bourgeons ont un impact sur la qualité du feuillage des conifères disponibles pour les insectes défoliateurs et sur la susceptibilité des espèces hôtes (Scriber et F Slansky 1981; Neau 2014). De nombreux insectes herbivores émergent de manière synchrone avec le débourrement de leur plante hôte, car la qualité nutritionnelle du feuillage diminue souvent rapidement après le débourrement (Lawrence *et al.* 1997; Butt *et al.* 2010). C'est le cas de l'épinette de Norvège où la sortie des larves de stade 2 a eu lieu tardivement par rapport au débourrement.

La désynchronisation peut être liée au moment de l'émergence des larves de la TBE (Ostaff et Quiring 2000). Le moment de l'émergence des larves, quant à lui, est adaptatif à l'hôte, mais sa durée peut suggérer qu'un autre facteur (par exemple la température) en plus de la phénologie de la plante hôte exerce une pression de sélection stabilisatrice sur la phénologie des larves (Butt *et al.* 2010; Ren *et al.* 2020). La mortalité des larves est accrue lorsque la synchronisation avec l'espèce est perdue entre la sortie des larves et celle des bourgeons, car cela peut augmenter les risques de prédateurs des larves (Lawrence *et al.*

1997). C'est peut-être ce qui se serait passé avec les larves se nourrissant sur l'épinette noire et l'épinette blanche (dont les bourgeons ont débourré après l'émergence des larves) causant ainsi une baisse de la défoliation durant la 2^e année d'étude. Cette situation permet à l'arbre d'utiliser les réserves des nouvelles feuilles pour la croissance des bourgeons avant d'être mangé par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Lawrence *et al.* 1997).

Le suivi du développement larvaire n'a pas été effectif durant les stades 4 et 6 (2019), il ne sera donc pas possible de savoir si la quantité de larves a augmenté ou baissé durant la période de croissance en 2019. Il sera aussi difficile de savoir si c'est la quantité de larves qui a diminué ou bien les mécanismes de défense des arbres ont augmenté atténuant ainsi la défoliation chez le sapin baumier.

4.1.4. Synchronisme du débourrement et de l'émergence des larves

En 2018, l'ouverture des bourgeons a débuté 5 à 25 jours avant le développement larvaire selon l'espèce. Le débourrement précoce induit par une défoliation est une stratégie phénologique (via l'allocation du carbone prioritaire aux bourgeons) des plantes contre les herbivores (Ren *et al.* 2020). Par contre, une augmentation des températures réentraîne une synchronisation de cette inadéquation induite par la défoliation (Ren *et al.* 2020). Un réchauffement accéléré au printemps devrait faire progresser la phénologie des insectes plus rapidement que la phénologie des plantes. Néanmoins, un débourrement plus précoce a également été observé dans des arbres précédemment défoliés par des insectes, entraînant un décalage phénologique entre l'hôte et l'herbivore (Quiring et McKinnon 1999; Deslauriers *et al.* 2018). Selon Neau (2014), ce phénomène caractérisé par le débourrement précoce chez les conifères rend la nourriture plus disponible pour l'insecte. Or dans notre étude, la

défoliation n'a été que de 1.5 % et 3 % en 2018 chez l'épinette noire et l'épinette de Norvège respectivement. En effet, les débuts de bourgeonnement hâtifs tels que chez l'épinette de Norvège sont sujets à des gels printaniers. Dans ce cas, les jeunes pousses meurent et la nourriture pour les défoliateurs est supprimée (Pukacki et Przybył 2005). La température au début du printemps a donc une influence sur la disponibilité du feuillage pour l'herbivorie (Blais 1957). Que ce soit chez l'épinette noire et l'épinette de Norvège, il est à noter que les sites d'études en sont à leur première année épidémique. En plus de la protection phénologique de l'épinette noire, cela peut être l'une des raisons du faible taux de défoliation chez les arbres hôtes.

L'écart entre la date de débourrement et le début de la période alimentaire des larves a été de 20 et 25 jours chez l'épinette blanche et le sapin baumier respectivement. Leurs taux de défoliation ont été respectivement de 12.5 % et 4 % en 2018. Une étude précédente a montré que lorsque plus de 50 % des tiges d'épinette blanche ont été détruites par *Zeiraphera canadensis*, un débourrement s'était produit plus tôt ou en même temps au printemps (Quiring et McKinnon 1999). Cela n'a pas été le cas de notre étude où on a évalué la défoliation de l'épinette blanche à moins de 50 %, malgré le début des phases de débourrement qui a eu lieu 20 jours avant l'initiation du développement larvaire de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Bien que l'ouverture des bourgeons ait commencé 25 jours avant l'initiation larvaire chez le sapin baumier, le taux de défoliation n'a pas atteint les 50 %. L'hypothèse précédente ne fonctionne pas non plus chez le sapin baumier encore moins chez l'épinette noire ou chez l'épinette de Norvège (débourrement 5 et 20 jours avant la sortie des larves de stade 2). Cependant, d'autres études ont montré que ce retard aurait permis une

désynchronisation avec les larves de stade 2. Ce qui aurait protégé les arbres du sapin baumier d'une forte défoliation, car les larves se seraient nourries des vieilles aiguilles (c.-à-d. plus faible en nutriments) durant leurs premiers jours en attente des bourgeons de l'année en cours (McGugan 1954). L'ordre de sortie des bourgeons ne correspond pas à l'étude précédemment faite par Trier et Mattson (1997) où l'ordre était : sapin baumier, épinette blanche et épinette noire. Cependant, pour notre étude, le bourgeonnement a débuté chez l'épinette de Norvège, ensuite chez l'épinette blanche, le sapin baumier et l'épinette noire. C'est le même ordre pour le développement larvaire. Il s'agit d'une cohérence laissant croire que les larves se développent en fonction de la qualité des aliments (feuilles et bourgeons) disponibles (Ostaff et Quiring 2000). En fait, le nombre de bourgeons a été plus élevé chez l'épinette blanche, ensuite chez le sapin baumier, l'épinette noire et l'épinette de Norvège.

L'influence de la défoliation par la TBE sur les différentes espèces la première année (2018) a probablement eu un effet sur la distribution et peut-être l'abondance de la TBE durant la saison active de la deuxième année (2019). En effet, le temps d'activité de la TBE en 2018 a été de 34 jours. Cette période d'activité a beaucoup augmenté en 2019 allant ainsi jusqu'à 50 jours (Quiring et McKinnon 1999; Ostaff et Quiring 2000; Simard *et al.* 2006; Navarro 2013). C'est cependant une dynamique a évalué avec un plus grand nombre d'années. En effet, l'étude s'est déroulée sur seulement 2 années successives et cela limite la conclusion sur une éventuelle dynamique temporelle.

4.2. Prédiction des sucres totaux et de l'amidon des aiguilles et des rameaux à l'aide du NIRS

Selon Dardenne *et al.* (2000), une large gamme de valeurs pour une propriété donnée sont nécessaires pour obtenir un étalonnage NIRS d'une précision élevée et donc de bonnes performances prédictives. Cette étude a démontré que la prédiction de la concentration en amidon dans les aiguilles à l'aide du NIRS est excellente. En revanche, la concentration en amidon dans les rameaux a donné, dans l'ensemble, une prédiction moyenne, mais très acceptable. Cette différence est probablement due d'une part au fait qu'il y ait une grande variation entre les données de l'amidon des aiguilles et d'autre part à l'accumulation de l'amidon de manière plus abondante dans les aiguilles que dans les rameaux (Martínez-Vilalta *et al.* 2014).

La performance des modèles d'étalonnage à l'aide du NIRS pour les sucres totaux dans notre étude (SEP de 9.97 mg/g MS, $R_v^2 = 0.10$ et RPD = 0.74) a été d'un ordre de grandeur non similaire (pour certains inférieurs et pour d'autres supérieurs) à ceux obtenus dans des études précédentes. Les études précédentes ont été réalisées sur des tissus et des espèces végétales différentes. Des études ont aussi été réalisées sur des tissus foliaires différents des aiguilles des conifères (Chen *et al.* 2014; Ramirez *et al.* 2015; Quentin *et al.* 2017). Par exemple dans l'étude de Quentin *et al.* (2017), le modèle de prédiction des sucres a fourni des valeurs de calibrations supérieures (SEP = 3.05, $R_v^2 = 0.82$ et RPD = 2.91). En ce qui concerne l'amidon, le modèle d'étalonnage de Quentin *et al.* (2017) (SEP = 2.25, $R_v^2 = 0.53$ et RPD = 1.68) a donné des valeurs inférieures à celle de notre étude (Tableau 3.5).

Le modèle de calibration et de prédiction de l'amidon issu des poudres de bois ($SEP = 1.03$, $Rc^2 = 0.92$, $Rv^2 = 0.80$, $RPD = 2.08$) de l'étude de Rosado *et al.* (2019) a été semblable à notre étude. Dans la validation externe, contrairement à l'étude de Rosado *et al.* (2019), les meilleurs modèles étaient pour l'amidon que ce soit pour les aiguilles ($Rc^2 = 0.98$, $Rv^2 = 0.94$ et $RPD = 4.33$) ou pour les rameaux ($Rc^2 = 0.97$, $Rv^2 = 0.82$, $RPD = 2.36$) et les moins bons modèles pour les sucres totaux (modèles non utilisables). En général, les étalonnages obtenus entre les valeurs de référence et les données spectrales pour les sucres totaux n'étaient pas aussi bons que dans l'étude de Ozaki *et al.* (2006) sur des feuillus.

Des études précédentes ont montré que les estimations des glucides non-structuraux pour les tissus végétaux ligneux tels que les rameaux ne peuvent pas être comparées entre les laboratoires (Quentin *et al.* 2015). Quentin *et al.* (2015) ont démontré que les changements relatifs en glucides non-structuraux entre les traitements mesurés au sein d'un laboratoire peuvent être comparables à l'intérieur et entre les laboratoires, en particulier pour l'amidon. En ce qui concerne les sucres, Quentin *et al.* (2015) suggèrent que les utilisateurs peuvent soit adopter la méthode de référence donnée dans leur publication, soit rapporter des estimations pour une partie des échantillons en utilisant la méthode de référence, et déclarer des estimations pour un matériau de référence standard. Les chercheurs intéressés par les estimations de glucides non-structuraux devraient travailler pour identifier et adopter des méthodes plus standards. Des méthodes d'analyses de sucres et d'amidon précises doivent être combinées au NIRS.

La teneur en sucres totaux est plus élevée dans les aiguilles que dans les rameaux. Dans cette étude, la mauvaise performance du modèle des sucres ($RPD 0.75$) pourrait être

due à la présence de composés interférents présents dans le tissu végétal (Curran 1989). Dans notre étude, le test colorimétrique utilisé pour estimer la teneur en sucres n'était pas spécifique et pouvait être plus sujet aux interférences (Quentin *et al.* 2017). Généralement, les étalonnages NIRS qui fonctionnent à une valeur R^2 « faible » sont rejetés comme étant trop faibles pour avoir une valeur de prédiction quelconque (Batten 1998b).

Dans l'ensemble, il est également crucial de mieux considérer le choix de la méthode de chimie humide pour établir le modèle NIRS. Associé à la complexité de la molécule d'amidon, nous soupçonnons ici que le manque de spécificité du test colorimétrique pour estimer la teneur en sucres peut avoir altéré la précision de la relation entre les valeurs NIRS prédites et les valeurs de référence. Quentin *et al.* (2015) suggèrent que l'utilisation de méthodes HPLC pour estimer les sucres et la teneur en amidon devrait être une pratique courante. Cependant, le choix de la méthode d'analyse au laboratoire est important pour l'efficacité de l'étalonnage au HPLC.

4.3. Quantité de sucres totaux et d'amidon dans les aiguilles et les rameaux

Comparée aux rameaux, la prédiction de l'amidon est meilleure pour les aiguilles. Du fait que la TBE se nourrit des jeunes feuilles (productives et puits en carbones), cela entraîne une diminution de l'activité en carbone (photosynthèse) dû à la baisse de la surface foliaire et une baisse de glucides au niveau des rameaux défoliés. La diminution des réserves conduit au renvoi des glucides dans les aiguilles restantes dans le but d'améliorer leur rendement ou leur croissance (Quiring et McKinnon 1999; Caron *et al.* 2013). Par conséquent, la diminution de l'accumulation des réserves en amidon dans les rameaux et le bois tels que

chez le sapin baumier et l'épinette noire (Gionest 1999; Quiring et McKinnon 1999). Ces événements phénologiques précoces chez les conifères défoliés peuvent être expliqués par une réponse médiée par le sucre, via une dégradation plus précoce de l'amidon et une plus grande disponibilité de sucre fournie pour l'éclosion des bourgeons (Deslauriers et al., 2019).

Nos résultats montrent que l'amidon était moins concentré dans les rameaux que dans les feuilles, ce qui est en accord avec le schéma typique des arbres à feuilles persistantes (Fajardo *et al.* 2013; Deslauriers *et al.* 2018). L'épinette blanche contient le moins d'amidon et a été la plus défoliée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette. À l'opposé de l'épinette noire qui a plus d'amidon et est la moins défoliée. Le modèle saisonnier d'amidon trouvé dans les arbres défoliés suggère la survenue d'un déséquilibre en carbone (c'est-à-dire une quasi-absence de répartition du carbone dans les réserves) pendant la majeure partie de l'été, car le stockage ne s'accumule que lorsque toutes les autres demandes ont été satisfaites (Martínez-Vilalta *et al.* 2014). L'allocation du carbone à la croissance des bourgeons et des nouvelles pousses au détriment de la croissance du bois des rameaux et l'accumulation des réserves représente un changement dans les priorités des ressources physiologiques pour assurer la survie des arbres (Deslauriers *et al.* 2018).

L'amidon est plus abondant chez l'épinette noire et c'est aussi l'espèce la moins défoliée et qui débourre plus tardivement. De même, l'épinette blanche qui a été la plus défoliée a fini sa saison de croissance avec le moins d'amidon. Notre étude montre que si une plante débourre tardivement, ses bourgeons sont moins consommés par la tordeuse des bourgeons de l'épinette et la concentration en amidon en fin de saison de croissance est élevée.

Une étude précédente en serre de Deslauriers *et al.* (2018) a montré que l'amidon était plus abondant dans le sapin baumier que dans les épinettes. Dans le cas de notre étude, la concentration en amidon suit un ordre plutôt différent où l'amidon est plus abondant dans l'épinette noire que dans le sapin baumier, l'épinette de Norvège et l'épinette blanche respectivement. Le développement des jeunes arbres en serre est contrôlé alors que le développement des arbres en milieu naturel est influencé par des facteurs environnementaux. La différence la plus importante dans notre étude se situe entre l'épinette noire et l'épinette blanche. Il est à noter que les quantités d'amidon dans les aiguilles du sapin baumier sont très proches de celles de l'épinette noire (116.61 et 116.99 mg/g respectivement). La différence entre ces 2 espèces provient de la teneur en amidon dans les rameaux (58.22 et 28.97 mg/g respectivement chez le sapin baumier et l'épinette noire). Il est donc possible que l'amidon situé dans les cellules de parenchyme des rameaux ne soit pas hydrolysé indiquant qu'il n'y a pas de consommation de carbone pour la croissance primaire (Decourteix *et al.* 2008; Klein *et al.* 2016).

La concentration en amidon a diminué la 2^e année dans tous les organes étudiés des arbres matures sauf dans les rameaux de l'épinette blanche et l'épinette de Norvège où cela a augmenté la 2^e année. Les arbres étudiés durant la 2^{ème} année chez l'épinette de Norvège n'ont pas été les mêmes que ceux de la première année. Cela a pu avoir une influence sur la variation de l'amidon. L'organe est le facteur le plus important pour prédire l'amidon et c'est particulièrement dans les aiguilles que l'on retrouve le plus d'amidon comparé aux rameaux. En fait, les rameaux sont une source carbone importée dans le flux de la sève du xylème pour la croissance primaire (Decourteix *et al.* 2008).

Le faible nombre de bourgeons chez l'épinette de Norvège explique donc mieux la quantité d'amidon dans les rameaux qui a augmenté la 2^e année. De même, l'épinette noire et de l'épinette de Norvège ont commencé la saison de croissance en accumulant les réserves. En effet, la concentration en amidon contenu dans les aiguilles a été suffisante pour combler le carbone nécessaire au déclenchement du processus d'ouverture des bourgeons. Au lieu d'une consommation en carbone, il y a plutôt eu une augmentation en carbone tout comme chez les jeunes arbres témoins non défoliés de l'étude de (Deslauriers *et al.* 2018). Chez les bleuets en forêt boréale, l'ouverture des bourgeons serait inversement corrélée au nombre de bourgeons (Fournier *et al.* 2020). Cela pourrait, en partie, expliquer le débourrement hâtif de l'épinette de Norvège qui, avec peu de bourgeons, a débourré avant toutes les autres espèces. En fait, l'épinette de Norvège se comporte comme les bleuets où Fournier *et al.* (2020) ont identifié que le feuillage précoce de *Vaccinium angustifolium* était lié à un nombre inférieur de bourgeons foliaires.

Plus il y a des bourgeons, plus la quantité d'amidon hydrolysé et alloué aux bourgeons pour le débourrement est réduite. Par exemple, l'épinette blanche a eu plus de bourgeons foliaires alors il y a eu une augmentation de la concurrence des puits et donc une allocation de carbone moins élevée par bourgeon. Comme observé chez les roses par Barbier *et al.* (2015). Pour ce fait, les espèces comme l'épinette blanche et le sapin baumier entament la saison de croissance en consommant l'amidon en réserves. Il s'agit d'une hydrolyse de l'amidon en sucres au niveau des bourgeons pour le débourrement et la croissance primaire (Barbier *et al.* 2015; Klein *et al.* 2016; Deslauriers *et al.* 2018).

Chaque organe possède des réserves en amidon qui varient en fonction des espèces et qui évoluent au cours de l'année, selon les différents Jours Juliens (Fischer et Höll 1991; Hoch *et al.* 2003). Selon Bansal et Germino (2009), les modèles saisonniers des carbones non structuraux semblent intrinsèques à tous les conifères malgré les différences dans les ressources et les besoins en carbone, les conditions microclimatiques ou les distributions biogéographiques. De plus, Bansal et Germino (2008) ont montré que les concentrations maximales d'amidon étaient bien inférieures chez *Abies lasiocarpa* par rapport à celles de *Pseudotsuga menziesii*, ce qui était probablement lié aux différences intrinsèques dans les modèles de développement des aiguilles entre les espèces.

Parmi tous les facteurs étudiés, l'organe est la variable qui a le plus d'effet sur la variation de la concentration en amidon avec une valeur de 20 % de plus que la variable espèce. L'impact de la défoliation est mineur comparativement à l'organe et au Jour Julien. Pour comprendre la raison pour laquelle la défoliation influence faiblement la concentration en amidon et par conséquent la phénologie de l'arbre, cela nécessite davantage d'études (Menzel *et al.* 2006). Les résultats de cette étude montrent que les facteurs de stress externes devraient être étudiés en fonction de la phénologie et bien plus en fonction de l'organe de chaque espèce hôte. Les stades d'ouverture des bourgeons (12 %) et le nombre de bourgeons (5 %) influencent aussi la concentration en amidon, mais dans une moindre mesure comparativement aux autres variables étudiées. Le saccharose, un des éléments des sucres totaux, module le débourrement. Il y a en effet un lien entre l'allocation des carbones et la phénologie des bourgeons (Barbier 2014).

CHAPITRE 6

CONCLUSION

6. Conclusion

Les résultats de cette étude révèlent que l'amélioration du synchronisme entre les larves et l'ouverture des bourgeons a tendance à augmenter l'intensité de la défoliation. L'ouverture des bourgeons n'a pas été similaire chez toutes les espèces, ce qui a pu impacter le synchronisme avec les larves de tordeuse des bourgeons de l'épinette. Nous avons montré que la concordance entre l'initiation du développement larvaire et leurs espèces hôtes est importante et a une influence sur l'intensité de la défoliation. Si la défoliation est sévère, cela peut être dû au bon synchronisme entre l'insecte et son hôte (Ostaff et Quiring 2000) en plus d'une population élevée d'insecte. L'épinette de Norvège est une espèce qui demande encore beaucoup d'études au Canada. Bien que ce soit uniquement durant la deuxième année que l'intensité de défoliation de l'épinette de Norvège ait été la plus élevée, selon une étude récente, c'est une espèce assez susceptible à la défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Berthiaume *et al.* 2020). En fait, c'est l'espèce qui a eu l'intensité de défoliation la plus élevée durant la 2^e année de l'étude et sur des arbres différents de ceux de la première année. En termes d'ordre d'intensité de défoliation, le sapin baumier a suivi l'épinette blanche dans notre étude. Une étude montre que la tordeuse des bourgeons de l'épinette affecte majoritairement le sapin parce-que ce dernier est bien synchronisé avec la sortie des larves de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Pureswaran *et al.* 2015) mais toutes les espèces sont affectées.

Parmi tous les facteurs étudiés (organe, espèce, Jour Julien, stade de bourgeonnement, intensité de défoliation et nombre de bourgeons), l'organe est le plus important pour des études de prédiction de l'amidon. Le nombre de bourgeons bien que peu influent pour la

prédiction de l'amidon, aurait un lien avec les stades de débourrement des espèces de conifères étudiés.

Des progrès rapides dans la détermination des glucides non-structuraux des plantes semblent être possibles en utilisant le NIRS (Cozzolino *et al.* 2015). Ces glucides sont importants dans la réponse au débourrement (Deslauriers et Rossi 2019), mais aussi à la croissance, et à la mortalité (Fierravanti *et al.* 2019). Nos résultats montrent que le NIRS pourrait être un outil pour dépister de manière fiable l'amidon dans les conifères tels que *Abies balsamea* (L.) Mill., *Picea mariana* (Mill.) B.S.P., *Picea glauca* (Moench) et *Picea abies* ((L.) Karst.) Voss. Des résultats d'amidon prédits, il y en a plus dans les aiguilles que dans les rameaux des conifères. Cependant, en ce qui concerne les sucres, ils n'ont pas pu être prédits par le NIRS. Des travaux supplémentaires sont nécessaires pour améliorer la modélisation de la teneur en sucre en sélectionnant une méthode de quantification plus précise comme le HPLC au lieu de la méthode colorimétrique.

BIBLIOGRAPHIE

Bibliographie

Abdi D, Tremblay GF, Ziadi N, Bélanger G et Parent L-É. 2012. Predicting soil phosphorus-related properties using Near-Infrared Reflectance Spectroscopy. *Soil Science Society of America Journal*, 76 : 2318-2326.

Angers V, Drapeau P et Bergeron Y. 2012. Mineralization rates and factors influencing snag decay in four North American boreal tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 42 : 157-166.

Arora R, Rowland LJ et Tanino K. 2003. Induction and release of bud dormancy in woody perennials: a science comes of age. *HortScience : a publication of the American Society for Horticultural Science*, 38 : 911–921.

Badeck FW, Bondeau A, Bottcher K, Doktor D, Lucht W, Schaber J et Sitch S. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *The New phytologist*, 162 : 295-309.

Bansal S et Germino M. 2008. Carbon balance of conifer seedlings at timberline: Relative changes in uptake, storage, and utilization. *Oecologia*, 158 : 217-227.

Bansal S et Germino MJ. 2009. Temporal variation of nonstructural carbohydrates in montane conifers: similarities and differences among developmental stages, species and environmental conditions. *Tree Physiology*, 29 : 559-568.

Barbier F. 2014. Etude du rôle des sucres lors du débourrement chez le rosier : mise en évidence des interactions entre le saccharose et l'auxine. 1 : 163.

Barbier F, Péron T, Lecerf M, Perez-Garcia M-D, Barrière Q, Rolčík J, Boutet-Mercey S, Citerne S, Lemoine R, Porcheron B, Roman H, Leduc N, Le Gourrierc J, Bertheloot J et Sakr S. 2015. Sucrose is an early modulator of the key hormonal mechanisms controlling bud outgrowth in *Rosa hybrida*. *Journal of Experimental Botany*, 66 : 2569-2582.

Basler D et Körner C. 2012. Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 165 : 73-81.

Basler D, Körner C et Li C. 2014. Photoperiod and temperature responses of bud swelling and bud burst in four temperate forest tree species. 34 : 377-388.

Batten G, Blakeney A, McGrath V et Ciavarella S. 1993. Non-structural carbohydrate: analysis by near infrared reflectance spectroscopy and its importance as an indicator of plant growth. *Plant and Soil*, 155 : 243-246.

Batten GD. 1998a. An appreciation of the contribution of NIR to agriculture. *Journal of Near Infrared Spectroscopy*, 6 : 105-114.

Batten GD. 1998b. Plant analysis using near infrared reflectance spectroscopy: the potential and the limitations. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 38 : 697-706.

Beaulieu J, Perron M et Bousquet J. 2004. Multivariate patterns of adaptive genetic variation and seed source transfer in *Picea mariana*. *Canadian Journal of Forest Research*, 34 : 531-545.

Bellasio C, Fini A et Ferrini F. 2014. Evaluation of a high throughput starch analysis optimised for wood. *PloS one*, 9 : e86645.

Belle-Isle J et Kneeshaw D. 2007. A stand and landscape comparison of the effects of a spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) outbreak to the combined effects of harvesting and thinning on forest structure. *Forest Ecology and Management*, 246 : 163-174.

Bentz BJ, Régnière J, Fettig CJ, Hansen EM, Hayes JL, Hicke JA, Kelsey RG, Negrón JF et Seybold SJ. 2010. Climate change and bark beetles of the western United States and Canada: direct and indirect effects. *BioScience*, 60 : 602-613.

Bergeron Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecological Society of America*, 72 : 1980-1992.

Bergeron Y et Dansereau P-R. 1993. Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *Journal of Vegetation Science* : 827-832.

Bergeron Y et Gagnon D. 1987. Age structure of red pine (*Pinus resinosa* Ait.) at its northern limit in Quebec *Canadian Journal of Forest Research*, 17 : 129-137.

Berthiaume R, Hébert C, Dupont A, Charest M et Baucé E. 2020. The spruce budworm, a potential threat for Norway spruce in eastern Canada? *The Forestry Chronicle*, 96 : 71-76.

Blais JR. 1957. Some relationships of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) to black spruce, *Picea mariana* (Moench) Voss. *The Forestry Chronicle*, 33 : 364-372.

Blais JR. 1984. Réflexions sur l'épidémiologie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) suite à 40 années d'études. Revue d'entomologie du Québec, 29 : 27-33.

Bouchard M-H. 2003. Croissance et dynamique de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) dans deux types écologiques de la forêt boréale québécoise, région écologique 6e-Coteaux de la rivière Nestaocano. Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 41 p.

Boulanger Y et Arseneault D. 2004. Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. Canadian Journal of Forest Research, 34 : 1035-1043.

Breiman L. 2001. "Random Forests". Machine Learning, 45 : 5-32.

Brunet D, Barthès B, Chotte J-L et Feller C. 2007. Determination of carbon and nitrogen contents in Alfisols, Oxisols and Ultisols from Africa and Brazil using NIRS analysis: Effects of sample grinding and set heterogeneity. Geoderma, 139 : 106-117.

Butt C, Quiring D, Hébert C, Delisle J, Berthiaume R, Bauce E et Royer L. 2010. Influence of balsam fir (*Abies balsamea*) budburst phenology on hemlock looper (*Lambdina fiscellaria*). Entomologia Experimentalis et Applicata, 134 : 220-226.

Candau JN et Fleming RA. 2011. Forecasting the response of spruce budworm defoliation to climate change in Ontario. Canadian Journal of Forest Research, 41 : 1948-1960.

Caron L, Deslauriers A et Mshvildadze V. 2013. Étude de l'influence de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) sur la composition chimique du

sapin baumier (*Abies Balsamea* (L.) Mill) en forêt boréale. Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 118 p.

Chang W-Y, Lantz VA, Hennigar CR et MacLean DA. 2012. Economic impacts of forest pests: a case study of spruce budworm outbreaks and control in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 42 : 490-505.

Charrier G, Isabelle C, Marc B et Thierry A. 2018. Assessing frost damages using dynamic models in walnut trees: exposure rather than vulnerability controls frost risks. *Plant, Cell & Environment*, 41 : 1008-1021.

Chen SF, Danao MGC, Singh V et Brown PJ. 2014. Determining sucrose and glucose levels in dual-purpose sorghum stalks by Fourier transform near infrared (FT-NIR) spectroscopy. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 94 : 2569-2576.

Chow PS et Landhäusser SM. 2004. A method for routine measurements of total sugar and starch content in woody plant tissues. *Tree Physiology*, 24 : 1129-1136.

Chuine I. 2010. Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365 : 3149-3160.

Clancy KM, Chen Z et Kolb TE. 2004. Foliar nutrients and induced susceptibility: genetic mechanisms of Douglas-fir resistance to western spruce budworm defoliation. *Canadian Journal of Forest Research*, 34 : 939-949.

Cody ML et Prigge BA. 2003. Spatial and temporal variations in the timing of leaf replacement in a *Quercus cornelius-mulleri* population. *Journal of Vegetation Science*, 14 : 789-798.

Cozzolino D, Fassio A, Restaino E et Vicente E. 2015. Instrumental techniques and methods: Their role in plant omics. Dans : *PlantOmics: The Omics of Plant Science*. Springer, p. 33-52.

Curran PJ. 1989. Remote sensing of foliar chemistry. *Remote Sensing of Environment*, 30 : 271-278.

Dardenne P, Sinnaeve G et Baeten V. 2000. Multivariate calibration and chemometrics for near infrared spectroscopy: which method? *Journal of Near Infrared Spectroscopy*, 8 : 229-237.

De Barba D, Rossi S, Deslauriers A et Morin H. 2016. Effects of soil warming and nitrogen foliar applications on bud burst of black spruce. *Trees*, 30 : 87-97.

De Grandpré L, Waldron K, Bouchard M, Gauthier S, Beaudet M, Ruel J-C, Hébert C et Kneeshaw DD. 2018. Incorporating insect and wind disturbances in a natural disturbance-based management framework for the boreal forest. *Forests*, 9 : 471.

De Lafontaine G et Payette S. 2010. The origin and dynamics of subalpine white spruce and balsam fir stands in boreal eastern north America. *Ecosystems*, 13 : 932-947.

Decourteix M, Alves G, Bonhomme M, Peuch M, Baaziz KB, Brunel N, Guilliot A, Rageau R, Ameglio T et Petel G. 2008. Sucrose (JrSUT1) and hexose (JrHT1 and JrHT2) transporters

in walnut xylem parenchyma cells: their potential role in early events of growth resumption. *Tree Physiology*, 28 : 215-224.

Deslauriers A et Rossi S. 2019. Metabolic memory in the phenological events of plants: looking beyond climatic factors. *Tree Physiology*, 39 : 1272-1276.

Deslauriers A, Caron L et Rossi S. 2015. Carbon allocation during defoliation: testing a defense-growth trade-off in balsam fir. *Frontiers in Plant Science*, 6 : 338.

Deslauriers A, Fournier MP, Carteni F et Mackay J. 2018. Phenological shifts in conifer species stressed by spruce budworm defoliation. *Tree Physiology*, 39 : 590–605.

Dubé M-C. 1999. Effet d'une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la croissance de la tige et le développement racinaire des semis de sapin dans des sapinières boréales. Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 52 p.

DuBois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA et Smith F. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28 : 350-356.

Eidt DC et Cameron MD. 1971. Le débourrement tardif de l'arbre-hôte et la viabilité de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. *Revue Bim Recherche* : 27: 52-53.

Fajardo D, Jayanty S et Jansky S. 2013. Rapid high throughput amylose determination in freeze dried potato tuber samples. *Journal of visualized experiments : JoVE*.

Fantin N et Morin H. 2002. Croissance juvénile comparée de deux générations successives de semis d'épinette noire issus de graines après feu en forêt boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research*, 32 : 1478-1490.

Fenton N, Lecomte N, Légaré S et Bergeron Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management*, 213 : 151-159.

Fettes JJ. 1951. Investigations of sampling techniques for population studies of the spruce budworm on balsam fir in Ontario. Thèse de doctorat, University of Toronto, Toronto, 238 p.

Fierravanti A, Rossi S, Kneeshaw D, De Grandpré L et Deslauriers A. 2019. Low non-structural carbon accumulation in spring reduces growth and increases mortality in conifers defoliated by spruce budworm. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2.

Filion J et Morin H. 1996. Distribution spatiale de la régénération de l'épinette noire 8 ans après un feu en forêt boréale (Québec). *Canadian Journal of Forest Research*, 26 : 601-610.

Fischer C et Höll W. 1991. Food reserves of scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Trees*, 5 : 187-195.

Foley WJ, McIlwee A, Lawler I, Aragonés L, Woolnough AP et Berding N. 1998. Ecological applications of near infrared reflectance spectroscopy—a tool for rapid, cost-effective prediction of the composition of plant and animal tissues and aspects of animal performance. *Oecologia*, 116 : 293-305.

Fournier M-P. 2017. Impacts d'une défoliation de deux années successives par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) sur la phénologie et l'utilisation du carbone non structurel chez le sapin baumier, l'épinette blanche et l'épinette noire. Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 37 p.

Fournier M-P. 2018. Tout ce qu'il faut savoir sur le spectromètre dans le proche infrarouge (NIRS) pour l'analyse quantitative des sucres solubles totaux et de l'amidon. Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 213 p.

Fournier M-P, Paré MC, Buttò V, Delagrangé S, Lafond J et Deslauriers A. 2020. How plant allometry influences bud phenology and fruit yield in two *Vaccinium* species. *Annals of Botany*, 126 : 825-835.

Fournier M. 1997. Structure et croissance d'un peuplement d'épinette noire (*Picea mariana*) issu d'une coupe d'une vingtaine d'années dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 107 p.

Fu YH, Campioli M, Deckmyn G et Janssens IA. 2013. Sensitivity of leaf unfolding to experimental warming in three temperate tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 181 : 125-132.

Gagnon R et Morin H. 2001. Les forêts d'épinette noire au Québec : dynamique, perturbations et biodiversité. *Le naturaliste canadien* : 26-35.

Garcia L. 2019. Etude de la résistance au gel des tiges et des bourgeons de bleuets sauvages nains (*Vaccinium* Sp.). Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 84 p.

Gaudreault PL. 2012. Utilisation des éléments traces métalliques (ETM) dans les aiguilles d'épinette noire (*Picea mariana* (MILL.) BSP) et dans l'humus à des fins d'identification d'une minéralisation polymétallique de la propriété Pontax, Baie-James. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 76 p.

Gionest F. 1999. Relations temporelles entre des données de défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) et la croissance du sapin baumier (*Abies balsamea*). Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 115 p.

Girault T. 2009. Etude du photocontrôle du débourrement du bourgeon chez le rosier (*Rosa* sp. L) : impact de la lumière sur le métabolisme glucidique et l'élongation cellulaire. Thèse, Université d'Angers, France, 281 p.

Google earth. 2019 (mis à jour le January 2019). Saint-Nil, Québec, 67°13'38.719"W, 48°41'27.161"N, Eye altitude 1049 feet. Consulté le 19 mars 2019, <https://earth.google.com/web/>

Greenbank DO. 1956. The role of climate and dispersal in the initiation of outbreaks of the spruce budworm in New Brunswick. Canadian Journal of Zoology, 34 : 453-476.

Greene DF, Zasada JC, Sirois L, Kneeshaw D, Morin H, Charron I et Simard MJ. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. Canadian Journal of Forest Research, 29 : 824-839.

Hannerz M. 1999. Evaluation of temperature models for predicting bud burst in Norway spruce. Canadian Journal of Forest Research : 9-19.

Heron RJ. 1965. The role of chemotactic stimuli in the feeding behavior of spruce budworm larvae on white spruce. *Canadian Journal of Zoology*, 43 : 247-269.

Hoch G, Richter A et Körner C. 2003. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 26 : 1067-1081.

Horgan T, Keane M, McCarthy R, Lally M, Thompson D et O'Carroll J. 2003. A guide to forest tree species selection and silviculture in Ireland. National Council for Forest Research and Development (COFORD), Dublin, 255 p.

Howe GT, Aitken SN, Neale DB, Jermstad KD, Wheeler NC et Chen THH. 2003. From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Canadian Journal of Botany*, 81 : 1247-1266.

Huang JG, Deslauriers A et Rossi S. 2014. Xylem formation can be modeled statistically as a function of primary growth and cambium activity. *New Phytologist*, 203 : 831-841.

Irudayaraj J et Reh C. 2008. Nondestructive testing of food quality. John Wiley & Sons.

Janse van Vuuren J, Meyer J et Claassens A. 2006. Potential use of near Infrared reflectance monitoring in precision agriculture. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 37 : 2171-2184.

Jardon Y, Morin H et Dutilleul P. 2003. Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Canadian Journal of Forest Research*, 33 : 1947-1961.

Klein T, Vitasse Y et Hoch G. 2016. Coordination between growth, phenology and carbon storage in three coexisting deciduous tree species in a temperate forest. *Tree Physiology*, 36 : 847-855.

Koski V, Skrøppa T, Paule L, Wolf H et Turok J. 1997. Technical guidelines for genetic conservation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Rome, Italy, 51 p.

Krause C et Morin H. 2005. Adventive-root development in mature black spruce and balsam fir in the boreal forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 : 2642-2654.

Lacointe A, Deleens E, Ameglio T, Saint-Joanis B, Lelarge C, Vandame M, Song GC et Daudet FA. 2004. Testing the branch autonomy theory: a $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$ double-labelling experiment on differentially shaded branches. *Plant, Cell & Environment*, 27 : 1159-1168.

Lafrenière C. 2018. Formation sur le NIRS - Communications et commentaires., Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Notre dame du Nord, 15 p.

Laterrière M. 2016. Procédure de calibration pour le DS2500 (NIRS). Agriculture et Agroalimentaire Canada, Gouvernement du Canada, Centre de recherche et de développement de Québec, 6 p.

Laube J, Sparks TH, Estrella N, Höfler J, Ankerst DP et Menzel A. 2014. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. *Global Change Biology*, 20 : 170-182.

Laurent A, Jacques R, Dan B et Andreas R. 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59 : 233-253.

Lawrence RK, Mattson WJ et Haack RA. 1997. White spruce and spruce budworm: defining the phenological widow of susceptibility. *The Canadian Entomologist*, 129 : 291-318.

Lemieux J. 2010. Phenologie de l'épinette noire dans le haut boreal un patron de la croissance intra-annuelle primaire et secondaire en relation avec la temperature de l'air journaliere. Mémoire de maîtrise, Université du Québec a Montreal, Montréal, 89 p.

Levasseur V. 2000. Analyse dendroécologique de l'impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) suivant un gradient latitudinal en zone boréale au Québec. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 86 p.

Li M, Hoch G et Körner C. 2002. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees*, 16 : 331-337.

Liaw A et Wiener M. 2002. Classification and regression by random forest. *R News the R Journal*, 2 : 18-22.

Lieffers V, Stadt K et Navratil S. 2011. Age structure and growth of understory white spruce under aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, 26 : 1002-1007.

Lyr H. 1996. Effect of the root temperature on growth parameters of various European tree species. *Annals of Forest Science*, 53 : 317-323.

MacLean D et Lidstone R. 2011. Defoliation by spruce budworm: estimation by ocular and shoot- count methods and variability among branches, trees, and stands (*Choristoneura fumiferana*). Canadian Journal of Forest Research, 12 : 582-594.

MacLean DA. 1984. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests. Forestry Chronicle, 60 : 273-299.

Malley DF, P.D. M et E. B-D. 2004. Application in analysis of soils. Craig A. Roberts Jerry Workman Jr. James B. Reeves III, Nanaimo, 729-784 p.

Man R, Lu P et Dang Q-L. 2017. Cold hardiness of white spruce, black spruce, jack pine, and lodgepole pine needles during dehardening. Canadian Journal of Forest Research, 47 : 1116-1122.

Marchand N. 2013. Croissance radiale de la pruche (*Tsuga canadensis*) et du pin blanc (*Pinus strobus*) dans la forêt tempérée du Québec en relation avec les perturbations forestières et le climat. Thèse de doctorat, Université Laval, Québec, 178 p.

Martineau R. 1985. Insectes nuisibles des forêts de l'est du Canada. Rapport technique de foresterie 32F. Environnement Canada, Ottawa, 283 p.

Martínez-Vilalta J, Poyatos R, Aguadé D, Retana J et Mencuccini M. 2014. A new look at water transport regulation in plants. New Phytologist, 204 : 105-115.

Mason MG, Ross JJ, Babst BA, Wienclaw BN et Beveridge CA. 2014. Sugar demand, not auxin, is the initial regulator of apical dominance. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 111 : 6092-6097.

Maurel K, Leite GB, Bonhomme M, Guilliot A, Rageau R, Pétel G et Sakr S. 2004. Trophic control of bud break in peach (*Prunus persica*) trees: a possible role of hexoses. *Tree Physiology*, 24 : 579-588.

McGugan BM. 1954. Needle-mining habits and larval instars of the spruce budworm. *The Canadian Entomologist*, 86 : 439-454.

Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kübler K, Bissolli P, Braslavská Og et Briede A. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12 : 1969-1976.

Messaoud Y, Goudiaby V et Bergeron Y. 2019. The regeneration of balsam fir stands in their northern abundance limit is more related to their seed sources and soil types than the climate. *Canadian Journal of Forest Research*, 49 : 198-204.

Mitchell AF et Wilkinson J. 1988. *A field guide to the trees of Britain and northern Europe*. Collins, London, 420 p.

Montesinos-Navarro A, Wig J, Xavier Pico F et Tonsor SJ. 2011. *Arabidopsis thaliana* populations show clinal variation in a climatic gradient associated with altitude. *New Phytologist*, 189 : 282-294.

Mottet M-J, Prigent G, Perron M, Deblois J et Lambert M-C. 2010. Régénération naturelle de l'épinette de norvège au québec : aucun signe d'envahissement. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière, Québec, 11 p.

Navarro L. 2013. Dynamique spatio-temporelle des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la pessière à mousses au cours du XX^{ème} siècle. Mémoire, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 45 p.

Nduwamungu C ZN, Tremblay GF et Parent L-É. 2009. Near-infrared reflectance spectroscopy prediction of soil properties: effects of sample cups and preparation. Soil Science Society of America Journal, 73 : 1896-1903.

Nealis VG. 2012. The phenological window for western spruce budworm: seasonal decline in resource quality. Agricultural and Forest Entomology, 14 : 340-347.

Neau M. 2014. Synchronisme phénologique d'un insecte herbivore avec ses hôtes face au changement climatique : cas de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)). Mémoire de maîtrise, Université de Montréal, Montréal, 85 p.

Nienstaedt H et Zasada JC. 1990. *Picea glauca* (Moench) Voss-White spruce. . USDA Agriculture Handbook, 1 : 204–226.

Numainville G et Desponts M. 2004. Les stades de débourrement des bourgeons foliaires de l'épinette noire. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs Direction de la recherche forestière, Gouvernement du Québec, Québec, 18 p.

Olsen JE, Lee Y et Junttila O. 2014. Effect of alternating day and night temperature on short day-induced bud set and subsequent bud burst in long days in Norway spruce. Frontiers in Plant Science, 5.

Ostaf DP et Quiring DT. 2000. Role of the host plant in the decline of populations of a specialist herbivore, the spruce bud moth. *Journal of Animal Ecology*, 69 : 263-273.

Ozaki Y, McClure WF et Christy AA. 2006. Near-infrared spectroscopy in food science and technology. John Wiley & Sons, Sanda, Japan, 480 p.

Pukacki PM et Przybył K. 2005. Frost injury as a possible inciting factor in bud and shoot necroses of *Fraxinus excelsior* L. *Journal of Phytopathology*, 153 : 512-516.

Purdy B, Macdonald S et Dale M. 2002. The regeneration niche of white spruce following fire in the mixedwood boreal forest. *Silva Fennica*, 36 : 289-306.

Pureswaran DS, Roques A et Battisti A. 2018. Forest insects and climate change. *Current Forestry Reports*, 4 : 35-50.

Pureswaran DS, De Grandpré L, Paré D, Taylor A, Barrette M, Morin H, Régnière J et Kneeshaw DD. 2015. Climate-induced changes in host tree–insect phenology may drive ecological state-shift in boreal forests. *Ecology*, 96 : 1480-1491.

Puri E, Hoch G et Körner C. 2015. Defoliation reduces growth but not carbon reserves in Mediterranean *Pinus pinaster* trees. *Trees (Berlin, Germany : West)*, 29 : 1187-1196.

Quentin AG, Rodemann T, Doutreleau M-F, Moreau M, Davies NW et Millard P. 2017. Application of near-infrared spectroscopy for estimation of non-structural carbohydrates in foliar samples of *Eucalyptus globulus* Labillardière. *Tree Physiology*, 37 : 131-141.

Quentin AG, Pinkard EA, Ryan MG, Tissue DT, Baggett LS, Adams HD, Maillard P, Marchand J, Landhäusser SM, Lacointe A, Gibon Y, Anderegg WR, Asao S, Atkin OK, Bonhomme M, Claye C, Chow PS, Clément-Vidal A, Davies NW, Dickman LT, Dumbur R, Ellsworth DS, Falk K, Galiano L, Grünzweig JM, Hartmann H, Hoch G, Hood S, Jones JE, Koike T, Kuhlmann I, Lloret F, Maestro M, Mansfield SD, Martínez-Vilalta J, Maucourt M, McDowell NG, Moing A, Muller B, Nebauer SG, Niinemets Ü, Palacio S, Piper F, Raveh E, Richter A, Rolland G, Rosas T, Saint Joanis B, Sala A, Smith RA, Sterck F, Stinziano JR, Tobias M, Unda F, Watanabe M, Way DA, Weerasinghe LK, Wild B, Wiley E et Woodruff DR. 2015. Non-structural carbohydrates in woody plants compared among laboratories. Oxford University Press, Canada, 1146-1165 p.

Quiring DT et McKinnon ML. 1999. Why does early-season herbivory affect subsequent budburst? *Ecology*, 80 : 1724-1735.

Ramade F. 2002. Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement. Dunod, Paris, 1075 p.

Ramirez JA, Posada JM, Handa IT, Hoch G, Vohland M, Messier C et Reu B. 2015. Near-infrared spectroscopy (NIRS) predicts non-structural carbohydrate concentrations in different tissue types of a broad range of tree species. *Methods in Ecology and Evolution*, 6 : 1018-1025.

Ramos-Dorantes DB, Villaseñor JL, Ortiz E et Gernandt DS. 2017. Biodiversity, distribution, and conservation status of Pinaceae in Puebla, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88 : 215-223.

Reiners WA et Lang GE. 1979. Vegetational patterns and processes in the balsam fir zone, white mountains new hampshire. *Ecology*, 60 : 403-417.

Ren P, Néron V, Rossi S, Liang E, Bouchard M et Deslauriers A. 2020. Warming counteracts defoliation-induced mismatch by increasing herbivore-plant phenological synchrony. *Global Change Biology*, 26 : 2072-2080.

Rosado LR, Takarada LM, Araújo ACCd, Souza KRDd, Hein PRG, Rosado SCdS et Gonçalves FMA. 2019. Near infrared spectroscopy: rapid and accurate analytical tool for prediction of non-structural carbohydrates in wood. *CERNE*, 25 : 84-92.

Rossi S et Bousquet J. 2014. The bud break process and its variation among local populations of boreal black spruce. *Frontiers in Plant Science*, 5 : 1-9.

Rossi S, Simard S, Rathgeber C, Deslauriers A et Zan C. 2009. Effects of a 20-day-long dry period on cambial and apical meristem growth in *Abies balsamea* seedlings. *Trees*, 23 : 85-93.

Saeys W, Mouazen AM et Ramon H. 2005. Potential for onsite and online analysis of pig manure using visible and Near Infrared Reflectance Spectroscopy. *Biosystems Engineering*, 91 : 393-402.

Scamoni A. 1990. Ellenberg, H., *Vegetation ecology of central Europe*. 4th Ed. 731 S., 499 Abb., 130 Tab. Cambridge University Press, Cambridge — New York — New Rochelle — Melbourne — Sydney, 1988. *Feddes Repertorium*, 101 : 390-390.

Scherrer B. 1984. *Biostatistiques*. Morin Gaetan, 850 p.

Schmid R. 2014. An atlas of the world's conifers: An analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status. *Journal Storage*, 63 : 221-221.

Scriber JM et F Slansky J. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology*, 26 : 183-211.

Simard I, Morin H et Lavoie C. 2006. A millennial-scale reconstruction of spruce budworm abundance in Saguenay, Québec, Canada. *Holocene*, 16 : 31-37.

Sirois L. 1997. Distribution and dynamics of balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Écoscience*, 4 : 340-352.

Smeekens S, Ma J, Hanson J et Rolland F. 2010. Sugar signals and molecular networks controlling plant growth. *Current opinion in plant biology*, 13 : 274-279.

Splawinski TB, Greene DF, Michaletz ST, Gauthier S, Houle D et Bergeron Y. 2019. Position of cones within cone clusters determines seed survival in black spruce during wildfire. *Canadian Journal of Forest Research*, 49 : 121-127.

St. Luce M, Ziadi N, Nyiraneza J, Tremblay GF, Zebarth BJ, Whalen JK et Laterrière M. 2012. Near Infrared Reflectance Spectroscopy prediction of soil nitrogen supply in humid temperate regions of Canada. *Soil Science Society of America Journal*, 76 : 1454-1461.

Tarroux E, Desrochers A et Girard J-P. 2014. Growth and root development of black and white spruce planted after deep planting. *Forest Ecology and Management*, 318 : 294-303.

Trier TM et Mattson WJ. 1997. Needle mining by the spruce budworm provides sustenance in the midst of privation. *Oikos*, 79 : 241-246.

Vanderklein DW et Reich PB. 1999. The effect of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespans and growth habits. *New Phytologist*, 144 : 121-132.

Venables WN et Ripley BD. 2002. *Modern applied statistics with S*. Springer, New York, 498 p.

Volney WJA et Fleming RA. 2007. Spruce budworm (*Choristoneura* spp.) biotype reactions to forest and climate characteristics. *Global Change Biology*, 13 : 1630-1643.

Volney WJA et Cerezke HF. 2011. The phenology of white spruce and the spruce budworm in northern Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, 198-205 p.

Wiley E, Huepenbecker S, Casper BB et Helliker BR. 2013. The effects of defoliation on carbon allocation: can carbon limitation reduce growth in favour of storage? *Tree Physiology*, 33 : 1-13.

Wind J, Smeekens S et Hanson J. 2010. Sucrose: metabolite and signaling molecule. *Phytochemistry*, 71 : 1610-1614.